ARCHIVES
D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE
TOME VII

CONDITIONS DE LA PUBLICATION :

Les *Archives d'Anatomie microscopique* paraissent par fascicules d'environ 150 pages.

4 fascicules paraissant à des époques indéterminées forment un volume. — On s'abonne pour un volume.

PRIX DE L'ABONNEMENT :

Paris, Départements et Union postale : **50** fr.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

ARCHIVES
D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

FONDÉES PAR

E.-G. BALBIANI ET L. RANVIER

PUBLIÉES PAR

L. RANVIER ET **L.-F. HENNEGUY**

PROFESSEUR D'ANATOMIE GÉNÉRALE AU COLLÈGE DE FRANCE

PROFESSEUR D'EMBRYOGÉNIE COMPARÉE AU COLLÈGE DE FRANCE

TOME VII. — 1904-1905

Avec XXVI planches hors texte en noir et en couleurs et 59 figures dans le texte.

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (6e)

—

1905

ARCHIVES

D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

ESSAI D'EMBRYOLOGIE EXPÉRIMENTALE

INFLUENCE TÉRATOGÉNIQUE DES LÉSIONS DES ENVELOPPES SECONDAIRES DE L'ŒUF DE POULE

Par **P. FERRET**
Vétérinaire au 8e régiment d'artillerie.

(*Travail du Laboratoire d'anatomie de la Faculté de médecine de Nancy.*)

Planches I, II, III.

Le but des expériences que j'ai entreprises n'est pas la production pure et simple de monstruosités. On a obtenu en effet avec l'œuf de Poule tous les monstres décrits et classés par **Geoffroy Saint-Hilaire**, mais, fait remarquable, on n'a pas ajouté un nouveau genre à la classification du fondateur de la tératologie.

Il y aurait peu d'intérêt, en admettant que la chose fût possible, à obtenir de nouveaux types monstrueux. Quant à l'étude anatomique des monstruosités, elle nécessiterait un matériel très nombreux et demanderait de longues études. C'est pourquoi, je n'ai considéré la tératogénèse expérimentale qu'au point de vue des éclaircissements qu'elle peut apporter dans l'étude de l'évolution ontogénétique.

En cherchant de quelle manière l'organisme en voie d'évolution répond aux agents modificateurs, on peut espérer arriver à

connaître les influences auxquelles obéit l'œuf, pour suivre son développement normal. L'expression de tératogénèse expérimentale est trop étroite pour s'appliquer à de semblables recherches. C'est pourquoi j'ai intitulé ce travail *Essai d'embryologie expérimentale.*

Je me suis demandé quelle importance pouvait avoir dans le développement de l'embryon de Poulet, la présence des enveloppes secondaires de l'œuf. Si celles-ci jouent un rôle, les troubles subis par elles s'accuseront du côté de l'embryon ou de ses annexes par la production d'anomalies légères ou graves, ces dernières communément nommées monstruosités. Ces anomalies deviendront un réactif permettant d'apprécier non seulement l'importance de ces modifications, mais aussi le degré de résistance du germe.

Les expériences de tératogénèse qui ont été faites sur l'œuf de Poule n'ont guère été conçues dans le même esprit que les miennes. Dans la foule des procédés employés pour modifier le germe, je ne parlerai que de ceux qui ont quelque rapport avec celui que je décrirai plus loin. On en trouvera l'analyse dans la discussion des résultats que j'ai obtenus.

Qu'il me soit permis, avant d'aborder le sujet de ce travail, d'offrir l'expression de ma profonde reconnaissance à ceux qui m'ont guidé et aidé au cours de cette étude.

J'ai trouvé le plus cordial accueil au laboratoire d'Anatomie où M. le professeur **Nicolas** m'a prodigué ses affectueux conseils.

Mon ami le Dr **A. Weber** s'est chargé de m'initier à la technique embryologique et les encouragements qu'il m'a donnés chaque jour avec sa haute compétence, m'ont permis de mener à bien la tâche entreprise.

Je vais rappeler en quelques mots, avant la description du procédé tératogénique que j'ai employé, ce que l'on sait de la constitution des enveloppes secondaires de l'œuf de Poule.

La coquille est formée d'une substance organique imprégnée de sels calcaires. Elle est constituée par une couche externe mince et une couche interne plus épaisse. La première est relativement flexible; la seconde présente sur sa face libre des appendices arrondis et peu élevés qui s'enfoncent plus ou moins dans

la membrane coquillière. La couche interne est formée de lamelles concentriques alternativement opaques et transparentes. La coque est traversée par de fins canaux à direction radiaire, qui s'ouvrent librement à l'extérieur. Ils débouchent, du côté de la membrane coquillière, entre les petits reliefs précités.

La face interne de la coque est tapissée par la membrane coquillière. Celle-ci est composée de deux feuillets : l'un externe épais, l'autre interne plus mince. Ces deux feuillets restent au contact l'un de l'autre dans presque toute l'étendue de l'œuf. Ils se séparent au niveau de la grosse extrémité et laissent entre eux une cavité désignée sous le nom de chambre à air. Leur structure est identique : ils sont constitués par des fibrilles entrecroisées laissant entre elles de petits espaces polyédriques ou arrondis remplis d'air. Ces espaces sont en communication avec les canalicules de la coquille. La couche interne se distingue cependant de la couche externe par des fibres plus fines et plus serrées. Elle est toujours nettement limitée du côté de l'albumine, et c'est à ce niveau que Schüller (23) a décrit une couche extrêmement mince de cellules aplaties, qu'il considère comme le reste de l'épithélium folliculaire de l'œuf. L'albumine secrétée par la muqueuse de l'oviducte serait venue se placer, d'après le même auteur, entre l'œuf proprement dit et ces éléments du follicule.

Le blanc de l'œuf ou albumine est formé de couches concentriques alternativement très fluides ou visqueuses. Ces dernières sont retenues dans les mailles d'un réseau de fibres entrelacées. La membrane coquillière et le jaune sont directement en rapport avec les couches les plus fluides. L'épaisseur de l'albumine qui sépare le germe du feuillet interne de la coquillière mesure au moins trois millimètres d'épaisseur.

Le procédé tératogénique que j'ai employé a été découvert d'une façon toute fortuite par mon ami le Dr A. Weber. A la suite de recherches sur l'influence tératogène de cultures de bacille typhique, de bacille pyocyanique et de toxines microbiennes placées dans l'albumine d'œufs de Poule soumis ensuite à l'incubation, il avait obtenu plusieurs types de monstres. Il remarqua que la simple piqûre aseptique donnait sensiblement les mêmes résultats. C'est ce dernier procédé que j'ai employé. Voici en quoi il consiste.

Pour produire la rupture de la coquille, je me sers d'un tiers-point à pointe effilée. D'un seul coup il est facile de perforer l'enveloppe calcaire. Le choc produit est loin d'approcher des ébranlements utilisés par Dareste (2) et certains autres auteurs comme procédé tératogénique. Néanmoins, j'ai recherché s'il n'était pas capable à lui seul de troubler l'évolution du germe. Pour cela, j'ai pris deux œufs, je les ai placés horizontalement, et, pendant environ deux minutes, j'ai frappé la coquille de petits coups secs fréquemment répétés, à l'aide d'une règle. De cette façon l'ébranlement produit se répercutait directement sur le germe ou dans une région très voisine. Après cette expérience, les œufs furent mis dans la couveuse et ouverts au bout de 12 heures. Sur les deux embryons obtenus, un était nain, l'autre monstreux. Aussi, afin de restreindre autant que possible l'influence de l'ébranlement de la coquille, j'opère de façon suivante : A l'endroit choisi pour perforer la coquille, je place à l'aide d'une baguette de verre effilée une goutte d'acide chlorhydrique; cette opération est répétée jusqu'à ce que la résistance de la coquille soit devenue très faible. Alors il est facile de perforer l'enveloppe calcaire en appuyant un peu avec la pointe du tiers-point.

Mais il est plus pratique de percer la coquille à l'aide du tiers-point auquel on imprime un mouvement de vrille. Pour éviter l'infection possible de l'œuf par des germes déposés à sa surface, je pratique l'asepsie du point perforé et de la zone avoisinante à l'aide d'une solution faible de sublimé ou par l'alcool à 95°; l'extrémité du tiers-point est flambée avant chaque opération. Après la rupture de la coquille, j'introduis dans l'albumen l'extrémité, rougie puis refroidie, d'un fil de platine, après quoi j'obture l'orifice avec une goutte de paraffine (exceptionnellement avec de la cire vierge ou du papier aseptisé). Quand on n'obture pas l'orifice, il se produit très rapidement à son niveau une dessiccation d'une légère couche d'albumine qui empêche toute communication entre l'intérieur de l'œuf et l'extérieur.

L'œuf est toujours placé horizontalement comme dans l'incubation naturelle. On sait que dans cette position, le germe se trouve toujours au niveau du point le plus élevé de la coquille.

Aussi ai-je choisi ce dernier comme point de repère pour évaluer la distance du point piqué au centre du germe. La manière la plus simple de diviser la coquille est d'y distinguer deux moitiés séparées par un plan horizontal passant par son grand axe. Dans la moitié supérieure, une région est particulièrement intéressante, c'est celle qui est voisine du germe pendant les premiers jours de l'incubation. Pratiquement, on peut comparer les dimensions de cette zone à celles d'une pièce de cinquante centimes. C'est surtout dans le voisinage de cette zone ou à ses limites qu'ont été faites mes piqûres et, d'une façon générale, je puis dire que les piqûres de la moitié supérieure de l'œuf peuvent se caractériser par leur position soit en avant, soit en arrière, soit sur les côtés de l'embryon.

A la limite des deux moitiés de la coquille, les piqûres ont été faites sur la petite et la grosse extrémité de l'œuf.

Sur la moitié inférieure de l'œuf, les piqûres n'ont porté que sur le point le plus inférieur. Dans certains cas, après avoir fait la piqûre sur une moitié de l'œuf, j'ai retourné celui-ci et fait passer la moitié supérieure du côté opposé.

Les œufs mis en expérience étaient fraîchement pondus et avaient été laissés immobiles un certain temps après leur arrivée au laboratoire. Ils étaient toujours accompagnés d'œufs témoins dans la proportion d'un tiers. Ces œufs donnaient exceptionnellement des embryons anormaux. Je rappellerai que les œufs ne sont pas tous au même état de développement avant même qu'ils aient été soumis à l'incubation : la segmentation est plus ou moins avancée et les phénomènes de gastrulation sont quelquefois commencés.

Dès l'origine de ces recherches un résultat très apparent a attiré mon attention; c'est la production d'une adhérence plus ou moins forte entre le point lésé de la membrane coquillière et la région du blastoderme située immédiatement au-dessous. Ce résultat est si fréquent que, avant d'avoir multiplié les expériences, j'avais mis sur le compte de l'adhérence la production des anomalies. Je me suis bientôt aperçu que l'adhérence était chose secondaire. Il importe néanmoins d'être renseigné à son sujet.

L'adhérence n'offre pas toujours les mêmes caractères. Elle est très légère dans les œufs piqués, comme je l'ai indiqué

précédemment, placés dans la couveuse, mais dont le germe ne se développe pas. Dans ce cas, en ouvrant la coquille, on constate une très faible soudure de l'albumine et de la coquillière interne au point lésé : l'albumine de l'œuf est ainsi immobilisée. Ce fait ne se produit qu'au bout d'un certain temps comme le prouve l'expérience suivante : on introduit dans l'albumine quelques particules de minium et on retourne l'œuf piqué de 180°. En ouvrant la coquille on constate que le germe occupe la région supérieure de l'œuf et que l'albumine qui le recouvre renferme les particules de minium. Cette expérience montre que l'adhérence n'est pas immédiate et que l'albumine en contact avec le germe conserve avec lui les mêmes rapports après la rotation de l'œuf.

Une adhérence plus forte ne se produit que lorsque le germe s'est développé. Il existe à ce moment une véritable union médiate entre un point de la membrane vitelline et la partie lésée de la coquillière interne.

J'ai isolé plusieurs de ces adhérences, je les ai fixées au sublimé acétique, puis décalcifiées par l'alcool chlorhydrique, après quoi j'en ai fait des coupes. La figure 1, Planche III, représente une section passant exactement par le point où la coquillière a été rompue par la piqûre. Dans les manipulations qui ont précédé les coupes, la coquille s'est complètement détachée. Immédiatement au-dessous de l'orifice pratiqué dans la membrane coquillière se trouve une très légère dépression de l'albumine dans laquelle s'était introduit un peu d'air et où avait coulé un peu de paraffine au moment de la fermeture du point piqué. Tandis que sur les côtés de cette légère excavation, la couche d'albumine coagulée par le fixateur est assez épaisse et présente des lamelles concentriques très nombreuses, immédiatement au-dessous du point lésé, la membrane vitelline s'est considérablement rapprochée de la coquille : elle est très voisine du fond de l'excavation que j'ai signalée. Elle en est séparée par une très mince couche d'albumine, dans laquelle une partie des lamelles se continuent après s'être infléchies sur les côtés de l'excavation et très rapprochées les unes des autres.

A ce niveau, au-dessous de la membrane vitelline, on reconnaît les globules vitellins caractéristiques du jaune ; mais en

aucun point ne se trouve trace de noyaux ou de cellules appartenant au blastoderme. L'adhérence se caractérise donc morphologiquement par un aplatissement très considérable de la couche d'albumine qui sépare la vitelline de la coquillière et par une absence complète à ce niveau des éléments cellulaires du blastoderme.

L'union entre la membrane vitelline et le point piqué par l'intermédiaire d'une mince couche d'albumine s'établit progressivement; la membrane vitelline est la première immobilisée, le blastoderme paraissant entièrement libre; ce n'est que plus tard qu'il ne devient plus possible d'isoler le germe sans rompre le jaune au niveau de la soudure.

La technique employée pour l'étude des œufs retirés de la couveuse est la suivante. Les œufs sont ouverts dans l'eau salée physiologique à 40° centigrades. Après examen de l'embryon et de l'aire vasculaire, je note les déviations de l'embryon avec un rapporteur en corne dont le centre coïncide avec celui du germe et dont la base est dirigée suivant le grand axe de l'œuf. J'ai fixé les embryons par le sublimé acétique et leur coloration en masse a été obtenue par le carmin alcoolique de Mayer.

D'ordinaire la durée du développement de l'embryon étudié ne dépassait pas le quatrième jour.

L'examen des embryons, à la loupe ou au faible grossissement du microscope, est insuffisant pour renseigner sur les modifications du type normal. Aussi ai-je été obligé de recourir à la méthode des coupes sériées de 10 μ d'épaisseur.

Les résultats que j'ai obtenus font ressortir les faits suivants :

a) Parfois les expériences n'entraînent aucune modification de l'aire vasculaire et de l'embryon.

b) Il existe une déviation de l'embryon.

c) L'aire vasculaire présente des anomalies.

d) L'embryon présente des malformations.

Dans le chapitre qui va suivre, j'expose sous forme de tableaux le résumé de l'étude de chaque embryon. Les expériences que j'ai faites formant plusieurs groupes, chacun d'eux est suivi des conclusions que j'ai cherché à en tirer.

Les chapitres suivants sont consacrés à l'étude plus particulière des déviations, des anomalies de l'aire vasculaire et de l'embryon.

Piqûres dans le voisinage du germe.

SITUATION DE LA PIQURE [1]	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE [2]	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
19 juillet. N° 1. Piqûre en avant sur le petit axe de l'œuf.	42 H.	Adhérence.	»	Aire vasculaire évasée au niveau de la piqûre. Les veines antérieures et postérieures sont remplacées par de riches pinceaux veineux.	»	»	Embryon normal.
19 juillet. N° 2. Piqûre en arrière et à gauche.	42 H.	Adhérence légère.	»	Aire vasculaire cordiforme.	Absence de vésicules oculaires primitives. Plaque nerveuse étalée au niveau des vésicules cérébrales et au niveau de l'extrémité antérieure de la moelle, où elle est mince et pourvue d'une gouttière en son milieu. Lame nerveuse épaisse dans les régions moyenne et postérieure de l'embryon.	Amnios largement ouvert.	»
19 juillet. N° 3. Piqûre en arrière et à droite.	42 H.	Adhérence.	»	Aire vasculaire ovalaire. La partie postérieure du sinus terminal est représentée par des cordons sanguins allongés et irréguliers.	La paroi dorsale du C. M. est très épaisse, la paroi ventrale très mince.	»	»
22 juillet. N° 4. Piqûre en avant et	44 H.	Adhérence.	»	Le côté droit de l'aire vasculaire est concave. (Pl. II., fig. 17.)	»	»	Embryon couché sur le côté droit.

Piqûre en arrière et à gauche.				... que la droite.	cavité de la vésicule cérébrale antérieure est irrégulière. Au niveau du C. P., lame médullaire régulièrement étalée et poussant de nombreux bourgeons. Au début de la région médullaire, le tube médullaire est très réduit et la cavité très étroite. Le tube nerveux est presque normal en arrière de l'aditus anterior. Début d'ourentérie.	vésicule auditive droite.	normal en arrière des artères O. M.
22 juillet. N° 3. Piqûre en arrière et à gauche.	44 H.	»	»	Côté gauche de l'aire vasculaire largement évasé. Artère O. M. G. rudimentaire. Les 2 veines antérieures sont remplacées par de fines veinules bien distinctes.	»	Embryon normal.	»
23 juillet. Piqûre en avant et à gauche.	44 H.	»	»	»	»	Absence de développement.	»
23 juillet. N° 1. Piqûre en avant et à gauche.	48 H.	»	»	»	»	Absence de développement.	»
23 juillet. N° 2. Piqûre au niveau du point le plus élevé de l'œuf.	48 H.	Adhérence légère.	»	L'aire vasculaire se trouve au voisinage de la chambre à air et son côté droit est légèrement déformé.	Vésicules oculaires de forme irrégulière. C. A. étalé dans le sens transversal. Les parois du C. M. sont plissées et portent quelques bourgeons; C. P. normal. En arrière de l'aditus anterior, les parois du tube nerveux bourgeonnent dans la profondeur et s'étalent au côté dorsal de l'embryon; la lumière disparaît un certain temps. Ces malformations,	»	»

1. Les piqûres sont faites sur des œufs placés sur un plan horizontal. La grosse extrémité de l'œuf à ma gauche, la petite extrémité à ma droite. Le point le plus élevé correspond au germe; le point « inférieur » lui est diamétralement opposé.

2. *Abréviations* : A. O. M. G., artère omphalo-mésentérique gauche; — A. O. M. D., artère omphalo-mésentérique droite; — C. A., cerveau antérieur; — C.M., cerveau moyen; — C. P., cerveau postérieur.

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
					moins accentuées dans la région postérieure de l'embryon se poursuivent néanmoins jusqu'au bouton de Hensen.		
23 juillet. N° 3. Piqûre au niveau du point le plus élevé de l'œuf.	48 H.	Adhérence.	»	»	»	»	L'embryon a subi un retard de développement.
23 juillet. N° 4. Piqûre en arrière et à gauche.	48 H.	Adhérence étendue.	»	»	»	»	Embryon atrophique.
24 juillet. N° 1. Deux piqûres situées sur le grand axe à dr. du petit axe et distantes l'une de l'autre de 3 millim.	46 H.	2 adhérences.	95° à gauche.	L'aire vasculaire est située près de la chambre à air.	Vésicule optique gauche rudimentaire. Absence d'ébauche cristallinienne gauche, C. M. très aplati dans le sens transversal. Au niveau du C. P. le tube nerveux bourgeonne, s'ouvre et s'étale en une lame plus ou moins plissée jusqu'au début de la région médullaire. Dans la région médullaire antérieure, la lame nerveuse fournit une gouttière et dans la région moyenne on trouve un tube nerveux cloisonné.	La vésicule auditive droite est plus développée que la gauche.	Le tube nerveux est normal dans la partie tout à fait postérieure de l'embryon.
24 juillet. N° 2. 2 piqûres.	46 H.	»	»	Le côté droit de l'aire vasculaire est échancré au niveau des deux pi-	»	»	Embryon atrophique.

une en arrière et à droite:							
24 juillet. N° 3. 2 piqûres sur le petit axe, une en avant l'autre en arrière.	46 H.	2 adhérences.	100° à gauche.	L'aire vasculaire est située près de la chambre à air.	Vésicule oculaire gauche moins développée que la droite; rudiment d'ébauche cristallinienne gauche. C. M. aplati transversalement. Au niveau du C. P., le tube nerveux s'étale en une lame assez régulière qui bourgeonne par endroits. En avant et au niveau des artères O. M, cloisonnement du tube nerveux.	L'ébauche auditive gauche n'est pas indiquée.	Le tube nerveux est normal au niveau de l'aditus anterior et à l'extrémité postérieure de l'embryon.
24 juillet. N° 4. 2 piqûres sur le petit axe, une en avant, une en arrière.	46 H.	2 adhérences.	»	La moitié antérieure droite de l'aire vasculaire est très fortement échancrée. L'échancrure forme un angle obtus dont les côtés sont sinueux.	Absence de vésicule oculaire gauche. Cavité du C. A. très dilatée. Les parois du C. P. poussent de nombreux bourgeons et la paroi dorsale est étalée. La région médullaire moyenne est cloisonnée.	»	La forme générale de l'embryon est celle de deux U juxtaposés dont les concavités regardent en avant pour l'un, en arrière pour l'autre.
24 juillet. N° 5. Piqûre en arrière et sur le petit axe.	53 H.	Adhérence.	90° à droite.	»	»	»	N'a pu être étudié. L'examen à la loupe faisait croire à un embryon monstrueux.
24 juillet. N° 6. Piqûre en avant et à droite.	53 H.	Adhérence.	»	L'aire vasculaire a la forme d'un croissant à extrémités arrondies. La partie concave est à gauche de la piqûre.	»	»	Embryon atrophique.
25 juillet. N° 1. Piqûre en arrière et sur le petit axe.	44 H.	Adhérence légère.	»	Partie postérieure de l'aire vasculaire ondulée avec cordons sanguins nombreux et serrés.	Absence de système nerveux à l'extrémité antérieure de l'embryon. C. M. représenté par une masse épaissie, creusée de petites cavités. Lame médullaire mince et étalée au niveau du C. P. et des régions antérieure et moyenne de	»	L'extrémité antérieure de l'embryon est représentée par le tube digestif et l'ébauche cardiaque.

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
					la moelle. A la partie postérieure de l'embryon la lame médullaire donne quelques bourgeons.		
25 juillet. N° 2. Piqûre en arrière et à droite.	44 H.	Adhérence.	»	Le sinus terminal est à peine ébauché au niveau de la partie droite de l'aire vasculaire.	»	»	Embryon normal.
25 juillet. N° 3. Piqûre en arrière sur le petit axe.	44 H.	»	»	Le contour de l'aire vasculaire est très irrégulier.	C. A. représenté par une masse très épaisse pourvue de petites cavités. Dans la région du C. M. et du C. P., la lame médullaire est étalée assez régulièrement. Au niveau de la région médullaire moyenne, la lame médullaire fournit deux masses bourgeonnantes qui donnent deux tubes nerveux proéminant dans la gouttière digestive.	Absence de vésicule auditive gauche.	»
25 juillet. N° 4. Piqûre en arrière sur le petit axe.	44 H.	»	»	»	»	»	Embryon normal.
27 juillet. N° 1. Piqûre en avant sur le petit axe.	68 H.	Adhérence.	35° à droite.	Les artères O. M. se ramifient dans la partie postérieure de l'aire vasculaire. (Pl. II. fig. 16.)	Le C. A. donne naissance a un très grand nombre de bourgeons et porte de petites vésicules à ses côtés. Sa cavité est remplie d'éléments en dégénérescence probablement de nature sanguine. Vésicules oculaires primitives irrégulières. C. M. ouvert à l'extérieur et	»	Tube nerveux normal à la partie postérieure de l'embryon.

					nerveuse poussant de nombreux bourgeons par sa face profonde. Au niveau de l'ébauche pulmonaire, la plaque nerveuse se creuse d'une gouttière transitoire. En avant du point où les aortes communiquent avec les vaisseaux du blastoderme, tube nerveux cloisonné.		
27 juillet. N° 2. Piqûre en avant sur le petit axe.	68 H.	Adhérence.	»	»	Un peu avant la naissance des artères O. M. le tube nerveux présente des cloisonnements très nombreux.	»	»
27 juillet. N° 3. Piqûre en avant sur le petit axe.	68 H.	Adhérence légère.	»	»	»	»	Absence de développement.
27 juillet. N° 4. Piqûre au point le plus élevé de l'œuf.	68 H.	Adhérence.	»	Aire vasculaire ovalaire. (Pl. II, fig. 13.)	»	»	Embryon atrophique.
27 juillet. N° 5. Piqûre en avant sur le petit axe.	68 H.	Adhérence.	»	Bord antérieur de l'aire vasculaire irrégulier et évasé au niveau de la piqûre. Absence de l'artère O. M. G.	C. A. fermé. Sa cavité est remplie de détritus cellulaires paraissant de nature sanguine. Vésicules oculaires rudimentaires C. M. et C. P. représentés par une plaque nerveuse qui bourgeonne et se creuse de cavités. Au niveau de l'ébauche pulmonaire le tube nerveux est représenté par des fragments séparés les uns des autres, pleins ou creux. De l'ébauche hépatique à l'extrémité caudale de l'embryon le tube nerveux est représenté par un cordon creux, du diamètre du canal de Wolff. Ourentérie.	Ebauche cardiaque atrophiée : entre le tube mésodermique et le tube endothélial se trouve une quantité abondante de mésenchyme. Ebauche pulmonaire représentée par trois diverti-	»

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
						cules, deux droits, un gauche.	
27 juillet. N° 6. Piqûre en avant sur le petit axe.	68 H.	»	»	Aire vasculaire en forme de triangle à sommet arrondi.	»	»	Embryon normal.
28 juillet. N° 1. Piqûre en arrière et à gauche.	43 H.	Très forte adhérence.	»	Bord postérieur de l'aire vasculaire fortement échancré au niveau de de l'adhérence. (Pl. I, fig. 7.)	»	»	Embryon normal.
28 juillet. N° 2. Piqûre en arrière et à gauche.	43 H.	Adhérence.	»	Aire vasculaire étalée au niveau de sa partie antérieure, très rétrécie au niveau de la région moyenne et postérieure.	La plaque nerveuse est étalée et pousse de nombreux bourgeons dans toute la région céphalique. Plaque nerveuse très épaisse dans la région antérieure de la moelle. Tube nerveux représenté par un cordon creusé de cavités au niveau des régions moyenne et postérieure de l'embryon.	»	»
28 juillet. N° 3. Piqûre en arrière sur le petit axe de l'œuf.	43 H.	»	»	»	Malformation du tube nerveux dans la région cérébrale.	Hernie du blastoderme à travers la membrane vitelline.	L'embryon n'a pu être étudié en coupes.
28 juillet. N° 4				Aire vasculaire étroite et allongée.	Vésicules oculaires rudimentaires. Lame médullaire régulièrement étalée de la	L'extrémité antérieure de	

tit axe.					locéphalie.	par le tube digestif et l'ébauche cardiaque.	
29 juillet. Nº 1. Piqûre au niveau du point le plus élevé de l'œuf.	22 H.	»	»		»	»	Début de ligne primitive normale.
29 juillet. Nº 2. Piqûre au niveau du point le plus élevé de l'œuf.	22 H.	»	»	»	»	»	Début de ligne primitive normale.
30 juillet. Piqûre au niveau du point le plus élevé de l'œuf.	43 H.	»	»	Bord postérieur de l'aire vasculaire échancré au niveau de la piqûre.	»	»	Embryon atrophique.
31 juillet. Nº 1. Piqûre en avant sur le petit axe.	48 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
31 juillet. Nº 2. Piqûre en avant sur le petit axe.	48 H.	Adhérence légère.	»	»	»	»	Absence de développement.
31 juillet. Nº 3.	48 H.	Adhérence.	»	»	Tube nerveux étroit au niveau du C. A. Le tube nerveux s'ouvre et s'étale au	»	»

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
Piqûre en avant sur le petit axe.					niveau du C. M. Le C. P. et la région antérieure de la moelle sont constitués par une lame nerveuse régulièrement étalée. Epaississement et transformation de la lame médullaire en un cordon creusé d'étroites cavités au niveau de la partie postérieure de la moelle.		
31 juillet. N° 4. Piqûre en avant sur le petit axe.	48 H.	Adhérence.	»	»	»	»	Embryon très peu développé; ligne primitive normale mais en régression.
31 juillet. N° 5. Piqûre en arrière et à droite.	48 H.	Adhérence.	»	»	Absence d'ébauches oculaires. Plaque médullaire régulièrement étalée sur la tête de l'embryon.	»	»
1er août. N° 1. Piqûre en avant sur le petit axe.	48 H.	Adhérence.	»	»	»	»	Embryon atrophique.
1er août. N° 2. Piqûre en arrière et à droite.	72 H.	»	»	»	»	»	Blastoderme sans embryon.
1er août. N° [illegible]	72 H.	»	»	Aire vasculaire placée près de la chambre à air.		»	Embryon atrophique.

1er août. N° 4. Piqûre en arrière sur le petit axe.	72 H.	Adhérence légère.	»	»	»	»	Absence de développement.
1er août. N° 5. Piqûre en arrière sur le petit axe.	72 H.	Adhérence légère.	»	»	»	»	Absence de développement.
1er août. N° 6. Piqûre en arrière sur le petit axe.	72 H.	Adhérence légère.	»	»	»	»	Absence de développement.
1er août. N° 7. Piqûre en arrière sur le petit axe.	72 H.	Adhérence.	»	»	»	»	Blastoderme sans embryon.
1er août. N° 8. Piqûre en arrière et à gauche.	72 H.	Adhérence.	»	»	»	»	Embryon atrophique.
1er août. N° 9. Piqûre en arrière et à gauche.	72 H.	Adhérence.	»	Aire vasculaire irrégulière, cordons sanguins très nombreux à la périphérie; quelques vaisseaux vers le centre.	»	»	Embryon atrophique.

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
1er août. N° 10. Piqûre en avant et à droite.	78 H.	Adhérence.	»	»	Vésicules oculaires rudimentaires. Étalement du tube nerveux dans la région médullaire antérieure. Dans la région moyenne de la moelle le système nerveux est représenté par une masse volumineuse creusée çà et là d'une gouttière. Le tube nerveux est entouré par un vaisseau très volumineux dans la partie postérieure de l'embryon.	»	»
1er août. N° 11. Piqûre en avant et à droite.	78 H.	Forte adhérence.	»	Cordons sanguins nombreux, confluents par places dans la région postérieure de l'aire vasculaire.	»	»	Embryon atrophique.
1er août. N° 12. Piqûre en avant et à gauche.	78 H.	Forte adhérence.	»	Aire vasculaire développée à droite de la piqûre.	»	»	Embryon atrophique.
1er août. N° 13. Piqûre en arrière et à gauche.	78 H.	»	»	Aire vasculaire développée à droite de la piqûre. Cordons sanguins rares dans la région antérieure de l'aire vasculaire.	»	»	Embryon atrophique.
1er août. N° 14. Piqûre en arrière et	78 H.	Adhérence.	»	Le côté gauche de l'aire vasculaire est déprimé au niveau de la piqûre.	»	»	Embryon atrophique.

arrière et à droite.							veloppement.
1er août. N° 16. Piqûre en arrière et à gauche.	78 H.	»	»	»	»	»	Blastoderme sans embryon.
1er août. N° 17. Piqûre en arrière et à gauche.	78 H.	Adhérence.	»	»	Vésicules oculaires rudimentaires. Le tube nerveux bourgeonne et s'étale au niveau du C. M. et du C. P. Tube nerveux cloisonné dans la région médullaire moyenne. Début d'ourentérie médiane.	»	Tube nerveux normal en arrière des artères O. M.
1er août. N° 18. Piqûre à droite et en avant.	78 H.	Adhérence.	»	»	»	»	Blastoderme sans embryon.
3 août. N° 1′. Piqûre en avant et à droite.	98 H.	»	»	Échancrure au niveau du bord antérieur de l'aire vasculaire.	Ébauche oculaire gauche très peu développée. Plusieurs vésicules sur les côtés dorsaux du C. A. Tube nerveux cloisonné et bourgeonnant dans la région médullaire moyenne.	»	Embryon couché sur le côté droit.
3 août. N° 2′. Piqûre en avant sur le petit axe.	98 H.	Adhérence.	»	»	»	»	Blastoderme sans embryon.
3 août. N° 3′. Piqûre en arrière sur le petit axe.	98 H.	Adhérence.	»	»	»	Hernie de la membrane vitelline.	Embryon atrophique.

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
4 août. N° 1. Piqûre en arrière et à gauche.	70 H.	Adhérence.	»	»	»	»	Blastoderme sans embryon.
4 août. N° 3. Piqûre en arrière et à gauche.	70 H.	Adhérence.	»	Côté droit de l'aire vasculaire très peu développé.	»	»	Embryon atrophique.
4 août. N° 4. Piqûre en avant et à gauche.	70 H.	Adhérence.	»	»	»	»	Embryon atrophique.
6 août. N° 5. Piqûre en avant et à droite.	52 H.	Adhérence.	»	»	»	»	Embryon nain.
6 août. N° 6. Piqûre en avant et à gauche.	52 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
8 août. N° 1. Piqûre en avant et à	20 H.	»	»	»	»	»	Ébauche de la ligne primitive.

Piqûre en avant et à gauche.			droite.	line antérieure droite. (Pl. II, fig. 10.)	Gouttière médullaire très étroite au niveau du C. M. Plaque nerveuse très régulièrement étalée au niveau du C P. La plaque médullaire se creuse d'une gouttière vers l'extrémité postérieure du cœur.		normal à la partie postérieure de l'embryon.
8 août. N° 3. Piqûre en arrière et à gauche.	26 H.	»	»	»	»	»	Embryon normal.
8 août. N° 4. Piqûre en arrière et à droite.	26 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
8 août. N° 5. Piqûre en avant et à droite.	26 H.	Fine adhérence.	»	»	»	»	Embryon normal.
8 août. N° 6. Piqûre en arrière et à gauche.	26 H.	»	40° à gauche.	»	Au niveau de la partie antérieure de l'embryon, le tube nerveux et la corde dorsale proéminent dans la gouttière digestive. Le C. P. est représenté par une lame nerveuse étalée.	»	La partie postérieure du système nerveux central est normale.
8 août. N° 1'. Piqûre en arrière sur le petit axe.	75 H.	Adhérence.	»	Bord postérieur échancré au niveau de la piqûre. (Pl. I, fig. 1.)	»	»	Embryon atrophique.
8 août. N° 2'. Piqûre en arrière et à droite.	75 H.	»	»	Artère O. M. D. moins développée que la gauche. Anévrysmes dans le territoire de cette artère. (Pl. II, fig. 15.)	»	Cyphose céphalique.	»

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHERENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
8 août. N° 3'. Piqûre en avant et à droite.	75 H.	»	»	»	»	»	Blastoderme sans embryon.
8 août. N° 4. Piqûre en avant et à droite.	75 H.	»	»	Les vaisseaux ne paraissent pas avoir pénétré dans l'embryon.	»		Embryon atrophique.
8 août. N° 5'. Piqûre en arrière et à gauche.	75 H.	»	»	L'aire vasculaire ne présente que des cordons sanguins disséminés.	»	»	Pas d'embryon.
8 août. N° 7'. Piqûre en avant et à droite.	93 H.	Adhérence	»	L'aire vasculaire ne présente que des cordons sanguins disséminés.	»	»	Pas d'embryon.
11 août. N° 8. Piqûre en arrière et à gauche.	93 H.	Fine adhérence.	»	La partie postérieure de l'aire vasculaire est très déformée. (Pl. I, fig. 2.)	Absence d'ébauche oculaire gauche. Le C. A. resté dans un état très rudimentaire est en voie de désagrégation. Dans la région médullaire antérieure le côté gauche du tube nerveux est en pleine désagrégation, le côté droit est formé de cellules encore vivantes. Non loin de l'extrémité caudale, le tube nerveux donne deux vésicules fermées situées de chaque côté et au-dessus du tube nerveux.	Lame musculaire gauche moins développée que la droite. Vésicule auditive gauche rudimentaire. Absence d'ébauche hépatique.	»

... Piqûre en avant et à gauche.							et désagrégé.
11 août. N° 10. Piqûre en arrière et à gauche.	93 H.	»	»	L'aire vasculaire possède quelques cordons sanguins.		»	Pas d'embryon.
11 août. N° 11. Piqûre en arrière et à droite.	93 H.	Légère adhérence.	»	»		»	Pas d'embryon.
11 août N° 12. Piqûre au niveau du point le plus élevé de l'œuf.	93 H.	Adhérence au centre du blastoderme.	»	»	»	»	Pas d'embryon. Le blastoderme est assez étendu et formé de deux feuillets très minces : ectoderme et entoderme.
11 août. N° 13. Piqûre au niveau du point le plus élevé de l'œuf.	93 H.	Adhérence au centre du blastoderme.	»	»	»	»	Pas d'embryon. mais blastoderme assez étendu et formé de deux feuillets très minces : ectoderme et entoderme.
21 sept. *a'*. Piqûre au niveau du point le plus élevé de l'œuf.	51 H.	Très forte adhérence.	30° à droite.	Le côté droit de l'aire vasculaire présente en son milieu une déformation en forme de mamelon contiguë à l'adhérence. L'artère O. M. G. est seule développée.	Plaque médullaire en partie étalée et en partie déprimée en une gouttière assez profonde au niveau du C. A., vésicules oculaires rudimentaires C. M., C. P. et région médullaire antérieure représentés par une lame médullaire régulièrement étalée et donnant quelques bourgeons. Ourentérie médiane.	»	L'aire vasculaire est voisine de la chambre à air.

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
21 sept. *b'*. Piqûre en avant sur le petit axe.	51 H.	»	»	»	La vésicule oculaire droite est seule développée et n'atteint pas l'ectoderme. Au niveau du C. M. le tube nerveux s'étale en une plaque légèrement déprimée en son milieu.	»	Tube nerveux normal à partir des vésicules auditives jusqu'à l'extrémité postérieure de l'embryon.
21 sept. *c'*. Piqûre en arrière et à droite.	51 H.	»	»	»	»	»	Embryon atrophique.
21 sept. *d'*. Piqûre en arrière et à gauche.	51 H.	Très forte adhérence.	»	Aire vasculaire ovalaire avec encoche au niveau de l'adhérence.	Pas de différenciation nerveuse dans la partie tout à fait antérieure de l'embryon. La plaque nerveuse est régulièrement étalée, du cerveau postérieur au bouton de Hensen.	»	L'extrémité antérieure de l'embryon est représentée par un tube cardiaque situé à l'intérieur de la cavité cœlomique.
27 sept. *a'*. Piqûre en avant et à droite: introduction d'un débris de coquille aseptisé.	71 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
27 sept.	71 H.	»	»	Aire vasculaire allongée dans le sens du grand	»	»	Masse embryonnaire arrondie

troduction d'un débris de coquille aseptisé.							
27 sept. *e.* Piqûre en avant et à droite; introduction d'un débris de coquille aseptisé.	71 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
27 sept. *d.* Piqûre en arrière et à droite. Introduction d'un débris de coquille aseptisé.	71 H.	»	»	»	»	»	Développement à peine ébauché.
27 sept. *a'.* Piqûre en avant et à gauche.	71 H.	»	»	Aire vasculaire à contour très irrégulier.	»	»	Masse embryonnaire allongée en voie de dégénérescence.
27 sept. *b'* et *c'.* Piqûre en arrière et à gauche.	71 H.	»	»	»	»	»	Deux absences de développement.
27 sept. *d'.*	71 H	»	»	Aire vasculaire cordiforme.	»	»	Embryon atrophique.

SITUATION DE LA PIQÛRE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
30 sept. *sa*, n° 2. Piqûre en avant et à gauche. Introduction d'un débris de coquille aseptisé.	76 H.	»	180°	Aire vasculaire très échancrée au niveau du débris de coquille. Il n'existe que l'artère O. M. D. (Pl. I, fig. 9.)	»	L'embryon présente une cyphose très accentuée au niveau de sa région moyenne.	L'artère O. M. D. donne de très nombreuses branches à la portion gauche de l'aire vasculaire. Les veines antérieures sont remplacées par un très grand nombre de veinules qui se réunissent en un tronc commun.
30 sept. *i*. Piqûre en avant et à droite. Introduction d'un débris de coquille aseptisé.	76 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
30 sept. *j*. Piqûre en arrière et à gauche.	76 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.

Piqûre en avant et à droite.				de la piqûre.			sagréger par son feuillet ectodermique dans la région céphalique et moyenne.
30 sept. *l.* Piqûre sur l'axe longitudinal, à droite.	76 H.	»	»	Aire vasculaire allongée suivant le petit axe de l'œuf et évasée au niveau de la piqûre.	La vésicule optique droite est seule déprimée par une invagination cristallinienne. La région du cerveau moyen et postérieur est représentée par une plaque nerveuse étalée. Un peu avant l'aditus anterior, la plaque nerveuse donne un tube nerveux d'aspect normal. En arrière du pancréas dorsal, le tube nerveux bourgeonne. Ourentérie.	»	Le tube nerveux devient normal en arrière du point où les aortes communiquent avec les vaisseaux du blastoderme.
30 sept. *m.* Piqûre en arrière et à droite.	76 H.	»	»	Cordons sanguins irrégulièrement distribués. Très abondants dans la partie postérieure de l'aire vasculaire.	Absence de vésicule oculaire primitive droite; absence d'invagination cristallinienne droite. Dans la région céphalique, la paroi ventrale du tube nerveux dégénère, la paroi dorsale est mieux conservée. Au niveau de l'aditus anterior la dégénérescence est plus accentuée. Bourgeonnement du tube nerveux du point où les aortes communiquent avec les vaisseaux du blastoderme jusqu'au bouton de Hensen.	»	»
30 sept. *n.* Piqûre au niveau du point le plus élevé de l'œuf.	76 H.	»	»	L'aire vasculaire est voisine de la chambre à air.	Plaque nerveuse étalée dans la région céphalique de l'embryon. Elle présente des phénomènes de dégénérescence Entre l'aditus anterior et la partie médiane de l'embryon l'ectoderme ne s'est pas différencié en tissu nerveux.	»	»
4 octobre. Piqûre à 1 centim. en avant du point le plus élevé de l'œuf.	96 H.	»	»	Aire vasculaire située à un centimètre en arrière du point le plus élevé de l'œuf. Bord antérieur de l'aire vasculaire évasé.	»	«	Embryon atrophique.

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
4 octobre. Piqûre à 1 centim. en avant du point le plus élevé de l'œuf.	96 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
4 octobre. Piqûre à 1 centim. en avant du point le plus élevé de l'œuf.	96 H.	»	30° à droite.	Aire vasculaire ovalaire, oblique par rapport au grand axe de l'œuf.	Traces de cloisonnement du tube nerveux au niveau de l'aditus anterior.	Les vaisseaux de l'extrémité caudale sont très dilatés.	Embryon mort, en voie de désagrégation.
4 octobre. Piqûre à 1 centim. en avant du point le plus élevé de l'œuf.	97 H.	»	85° à gauche.	Aire vasculaire piriforme. Cordons sanguins forment de petits groupes à éléments serrés.	Les vésicules oculaires primitives sont rudimentaires; il n'existe pas de cristallin en face de la vésicule droite. A son extrémité antérieure, le tube nerveux est rempli d'éléments sanguins en dégénérescence. On en retrouve en ± grande quantité jusqu'à l'aditus anterior. Tube nerveux cloisonné et bourgeonnant au niveau où les vaisseaux du blastoderme se détachent des aortes.	Les vaisseaux aortiques de l'extrémité antérieure de l'embryon sont très dilatés. Dilatation considérable de la veine O. M. D.	»
F. Piqûre à droite et en avant.	67 H.	»	180°	Aire vasculaire allongée suivant le petit axe de l'œuf et reportée à gauche de la piqûre.	A l'extrémité antérieure de l'embryon, très petit tube nerveux irrégulier et à plusieurs lumières. Plaque nerveuse étalée et bourgeonnante au niveau du C. P. Vers l'origine des membres antérieurs, tube nerveux irrégulier donnant	Hémorrhagie dans l'amnios et dans le tube digestif.	Amnios ouvert dans la partie antérieure de l'embryon, fermé dans la région caudale.

avant et à gauche.			droite.	qûre et développée à la droite de celle-ci.			
H. Piqûre en arrière et à droite.	67 H.	»	»	Aire vasculaire allongée suivant le petit axe de l'œuf et déprimée du côté droit.	»	»	Débris de coquille sur le jaune au niveau de la piqûre. Embryon couché sur le côté droit.
I. Piqûre au niveau du grand axe et un peu à droite du petit axe de l'œuf.	67 H.	»	90° à gauche.	Aire vasculaire allongée suivant le grand axe de l'œuf. Artère O. M. D. plus ramifiée que la gauche. (Pl. II, fig. 14.)	»	»	Embryon normal.
R. Piqûre en avant et à droite après 30 h. d'incubation.	52 H.	»	»	Légère déformation de la partie droite de l'aire vasculaire.		»	Au niveau de la déformation de l'aire vasculaire, vaisseaux centrifuges se jetant dans le sinus marginal.
S. Piqûre en arrière et à droite après 30 h. d'incubation.	52 H.	Adhérence.	»	»	»	La partie céphalique de l'embryon s'est placée parallèlement au grand axe de l'œuf.	»
W. Piqûre en avant et à droite après 54 h. d'incubation.	72 H.	Adhérence.	90° à gauche.	Les vaisseaux de l'aire vasculaire sont plus développés du côté opposé à la piqûre.	»	Embryon fortement incurvé.	L'adhérence est située en pleine aire vasculaire.

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
C[1]. Piqûre en avant et à droite.	72 H.	»	»	Aire vasculaire placée en arrière de la piqûre et rectiligne dans sa partie antérieure.	»	»	Embryon normal.
D[1]. Piqûre en arrière et à droite.	60 H.	»	35° à droite.	Déformation de l'aire vasculaire dans la partie correspondant à la piqûre.	»	»	Embryon normal.
E'. Piqûre en avant et à droite.	60 H.	Adhérence.	45° à gauche.	»	»	»	Embryon normal.
G[1]. Piqûre en arrière et à droite. Introduction d'un débris de coquille aseptisé.	72 H.	»	30° à gauche.	Encoche étroite et profonde au niveau du débris de coquille. Dédoublement de l'artère O. M. D. (Pl. II, fig. 11.)	»	»	Embryon normal.

Premier groupe d'expériences : piqûres dans le voisinage du germe.

Résultats. — Les piqûres ont été faites sur le point le plus élevé de l'œuf ou bien placées en avant, en arrière ou sur les côtés de ce point; elles sont inégalement réparties.

Sur 115 œufs, je trouve 60 absences de développement ou embryons atrophiques soit plus de la moitié (52,12 p. 100). Ce résultat n'est certainement pas dû en totalité à l'action de la piqûre. Un grand nombre d'œufs, en effet, ont été mis en expérience pendant les chaleurs du mois d'août, et on sait qu'en cette saison, les embryons atrophiques et les absences de développement ne sont pas rares. Il est donc juste de faire la part de cette influence saisonnière.

Sur les 55 embryons développés, je compte 14 embryons normaux (25,45 p. 100) [1], 17 déviations (14,78 p. 100) allant d'un angle minimum de 25° à une déviation maxima de 180°, qui correspond au retournement complet de l'embryon. Dans 44 cas (38,26 p. 100) il y a déformation de l'aire vasculaire. Je note 41 embryons anormaux (74,55 p. 100). Sur trente-deux de ces derniers, les malformations portent sur le système nerveux (78,04 p. 100). Les malformations d'autres organes sont au nombre de six (14,63 p. 100).

De ces chiffres je peux tirer cette conclusion : la piqûre des trois enveloppes extérieures de l'œuf, faite dans le voisinage du germe, a une action tératogène très puissante sur l'embryon.

Dans ces expériences, je ne me suis pas mis à l'abri d'une cause susceptible d'entraîner aussi des malformations, l'absence de retournement de l'œuf. Mais il ne faut pas oublier que l'immobilité de l'œuf dans la couveuse n'a pas une grande importance pendant les trois premiers jours du développement. J'ai rarement recueilli des embryons plus âgés. On comprend, en effet, que les expériences ayant pour but de contribuer à élu-

1. Dans les pourcentages ne figurent pas les embryons atrophiques et les absences de développement.

cider les phénomènes du développement normal de l'embryon, ont d'autant plus d'intérêt qu'elles portent sur des embryons plus jeunes. A ce propos, on remarquera que l'influence de la piqûre ne s'est jamais fait sentir aux stades qui précèdent la formation proprement dite de l'embryon. J'ai obtenu des lignes primitives parfaitement normales et n'ai remarqué de modifications du développement que pendant les premiers phénomènes de formation du système nerveux.

PIQURES AU NIVEAU DE LA CHAMBRE A AIR.

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
E. Piqûre de la coquille, coquillière, albumine.	50 H.	Adhérence légère.	»	Aire vasculaire très allongée suivant l'axe embryonnaire.	Absence d'ébauche cristallinienne droite. Bourgeons ectodermiques en rapport avec une épiphyse très développée. Étalement du tube nerveux au niveau de l'extrémité antérieure du tube digestif. En arrière de l'aditus anterior, parois du tube nerveux minces et bourgeons pleins ou creux.	Poches branchiales entodermiques n'atteignent l'ectoderme qu'après un très long trajet. La région moy. de l'embryon présente une trèsfortecourbure orientée de droite à gauche.	Le fil de platine a été introduit jusqu'au niveau du germe.
N. Piqûre de la coquille, coquillière, albumine.	51 H.	»	»	Aire vasculaire ovalaire. Son côté gauche est déprimé. Deux gros kystes sanguins dans l'aire vasculaire.	Ébauche cristallinienne gauche à peine marquée. Bourgeonnement de la partie postérieure du tube nerveux.	Dilatation des vaisseaux artériels. Oblitération de l'aorte descendante gauche au niveau de l'aditus anterior et forte constriction	

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
						de la droite à ce niveau. Aplatissement du tube digestif.	
T. Piqûre de la coquille, coquillière, albumine.	42 H.	»	135° à gauche.	Le contour de l'aire vasculaire est très irrégulier. Les deux veines antérieures sont remplacées par un pinceau veineux.	»	»	L'aire vasculaire est voisine de la chambre à air.
U. Piqûre de la coquille, coquillière, albumine.	42 H.	»	»	Le côté gauche de l'aire vasculaire est plus développé que le côté droit. (Pl. II, fig. 12.)	»	»	L'aire vasculaire est voisine de la chambre à air.
B. Piqûre de la coquille, coquillière, albumine.	63 H.			Le côté gauche de l'aire vasculaire est rectiligne. L'artère O. M. D. est plus ramifiée que la gauche.	»	»	Embryon normal.
12 août. N° 4.	22 H.	»	»	Déformation légère de l'aire vasculaire.	»	Légère déviation de l'axe de l'embryon par rapport à la ligne primitive encore visible.	Le fil de platine a été introduit jusqu'au niveau du germe.
12 août.	22 H.		135° à	»	»	»	Ligne primitive paraissant nor-

le,coquillière, albumine.							
14 sept. Nº 1. Piqûre de la coquille.coquillière, albumine.	76 H.	»	»	»	»	»	Le fil de platine a été introduit jusqu'au niveau du germe. Absence de développement.
14 sept. Nº 2. Piqûre de la coquille,coquillière, albumine.	76 H.	»	180°.	Aire vasculaire ovalaire avec nombreux cordons sanguins dans sa partie postérieure.	Lame nerveuse mince, étalée, plissée et donnant naissance à de nombreux bourgeons. Un tube nerveux normal n'apparait que dans la partie moyenne du corps de l'embryon. Au niveau de la partie postérieure de l'embryon plusieurs petites vésicules se substituent au tube nerveux.	Poches branchiales entodermiques rudimentaires. Vaisseaux aortiques très dilatés au niveau de l'extrémité postérieure de l'embryon.	Le fil de platine a été introduit jusqu'au niveau du germe.
14 sept. Nº 3. Piqûre de la coquille,coquillière, albumine.	76 H.	Très forte adhérence.	60° à droite.	Le contour de l'aire vasculaire est sinueux. Artère O. M. D. plus ramifiée que la gauche: quelques-unes de ses ramifications passent du côté gauche de l'embryon. (Pl. I, fig. 8.)	La face ventrale de la tête de l'embryon est constituée par un épiderme normal; les autres faces sont recouvertes par la lame nerveuse portant du côté droit une petite vésicule. Le plan médian de la lame nerveuse est déplacé du côté gauche. Vésicule optique gauche et fossette cristallinienne gauche rudimentaires. Au niveau de l'infundibulum, la plaque nerveuse donne deux vésicules situées du côté droit. Plaque nerveuse assez régulièrement étalée renfermant de petites vésicules au niveau du C. P. Dans la région de l'aditus anterior, la plaque nerveuse donne un tube recouvert de vésicules. Omentérie.	»	Le fil de platine a été introduit jusqu'au niveau du germe.
15 sept. Nº 1.	76 H.	»	110° à droite.	»	Omentérie.	La membrane vitelline est	»

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
Piqûre de la coquille, coquillière, albumine.						boursouflée au niveau de la partie postérieure de l'aire vasculaire.	
15 sept. N°s 2, 3, 4, 5, 6, 7. Piqûre de la coquille, coquillière, albumine.	76 H.	«	»	»	»	»	Six absences de développement.
20 sept. N° 1. Ouverture de la chambre à air et ouverture de la coquillière.	67 H.	Adhérence légère.	»	Le bord postérieur de l'aire vasculaire est rectiligne.		»	Embryon normal couché sur le côté droit.
20 sept. N° 2. Ouvertude de la chambre à air et piqûre du feuillet interne de la co-	67 H.	»	»	»		»	Absence de développement.

N° 3. Ouverture de la chambre à air et piqûre du feuillet interne de la coquillière.				vasculaire est légèrement déformé.			mal.
20 sept. N° 4. Ouverture de la chambre à air et piqûre du feuillet interne de la coquillière.	67 H.	»	»	Aire vasculaire ovalaire.	»	»	Embryon normal.
4 octobre. N° 2. Piqûres des deux parois de la chambre à air.	67 H.	Très forte adhérence.	»	»	»	»	Embryon atrophique.
4 octobre. N° 3. Piqûres des deux parois de la chambre à air.	76 H.	»	»	Absence de l'artère O. M. D. (Pl. II, fig. 18.)	»	Aortes céphaliques gauches moins volumineuses que les aortes dr. Aorte postérieure gauche communique largement avec l'artère O. M. G.; la droite se prolonge vers l'ex-	»

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
						trémité caudale et n'offre que de très fines communications avec les vaisseaux du blastoderme. Asymétrie céphalique.	
4 octobre. N° 4. Piqûres des deux parois de la chambre à air.	76 H.	»	»	Les artères O. M. fournissent peu de ramifications.	»	»	Embryon normal.
4 octobre. N° 5. Piqûre des deux parois de la chambre à air.	76 H.	»	»	Vaisseaux rudimentaires. (Pl. I, fig. 5.)	La gouttière nerveuse n'est pas fermée dans la région moyenne de l'embryon.	Les parties moyenne et postérieure de l'embryon sont perpendiculaires à la région antérieure par suite d'une très forte incurvation de l'embryon.	»
12 octobre. N° 1. Piqûres	70 H.	»	»	»	»	»	Absences de développement.

[parois de] la chambre à air.							
12 octobre. N° 2. Piqûres des deux parois de la chambre à air.	70 H.	»	»	»	»	»	Blastoderme sans embryon.
12 octobre. N° 3. Piqûres des deux parois de la chambre à air.	70 H.	»	»	»	Vésicule oculaire droite rudimentaire. Le C. A. et le C. M. sont constitués par une plaque étalée légèrement déprimée en son milieu. La plaque nerveuse bourgeonne au niveau du G. P. La paroi dorsale du tube nerveux est épaissie au niveau de la région médullaire moyenne. Bourgeonnement latéro-dorsal du tube nerveux au niveau du pancréas dorsal.	A l'union de la partie antérieure et moy. de l'embryon, dépression en forme de fente perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur de l'embryon.	»
12 octobre. N° 4. Piqûres des deux parois de la chambre à air.	70 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
12 octobre. N° 5. Piqûres des deux parois de la chambre à air.	70 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
14 octobre. N° 1. Piqûre des deux pa-	75 H.	»	»	Le côté gauche de l'aire vasculaire est presque rectiligne. L'artère O. M. D. est plus ramifiée que la gauche.	»	L'amnios présente un large ombilic.	Embryon couché sur le côté droit.

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
rois de la chambre à air.							
14 octobre. N° 2. Piqûre des des deux parois de la chambre à air.	75 H.	»	»	»	»	»	Embryon normal.
14 octobre. N° 3. Piqûre des deux parois de la chambre à air.	75 H.	»	»	»	»	»	Embryon normal.
14 octobre. N° 4. Piqûre des deux parois de la chambre à air.	75 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.

PIQURES SUR LA PETITE EXTRÉMITÉ DE L'ŒUF.

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
y	48 H.	»	95° à gauche.	Aire vasculaire ovalaire à grand axe parallèle à celui de l'œuf.	Vésicule optique gauche rudimentaire. Au niveau de l'ébauche des membres antérieurs, le toit du tube nerveux est très mince et étalé, la paroi ventrale et les parois latérales sont épaissies. Tube nerveux cloisonné en arrière du point où les aortes communiquent avec les vaisseaux du blastoderme. Ourentérie.	»	»
4 octobre. (b)	96 H.	»	»	Cordons sanguins rares dans la partie antérieure de l'aire vasculaire, nombreux et serrés dans la partie postérieure.	»	»	Embryon mort en voie de désagrégation.
4 octobre. N° 1.	96 H.	»	»	Aire vasculaire ovalaire parallèle au grand axe de l'œuf.	»	»	Embryon atrophique.

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
4 octobre. N° 2.	96 H.	»	»	»	«	»	Embryon atrophique.
2 août.	90 H.	»	90° à droite.	L'aire vasculaire s'est développée au niveau de la chambre à air dans un plan perpendiculaire au grand axe de l'œuf.	Tube nerveux ouvert et bourgeonnant au niveau du C. P. Cloisonnements dans la région moyenne et postérieure de la moelle.	»	A été placé dans la couveuse sur le point piqué.
a'	90 H.	»	»	Légère déformation de l'aire vasculaire.	La partie postérieure du tube nerveux, immédiatement en avant du bouton de Hensen, donne deux prolongements latéraux soudés au niveau de l'axe antéro-postérieur de l'embryon. Ces prolongements sont creusés de petites cavités de longueur variable.	»	»

SITUATION DE LA PIQURE	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
12 sept. b'	63 H.	»	»	Aire vasculaire légèrement aplatie du côté droit. Artère O. M. D. moins ramifiée que la gauche.	Il existe des phénomènès de cloisonnement, de la partie moyenne de l'embryon jusqu'au niveau du point où les aortes communiquent avec les artères O. M.	»	Le fil de platine a été introduit jusqu'au niveau du germe.
12 sept. f	63 H.	»	»	Aire vasculaire ovalaire.	La région céphalique de l'embryon est constituée par une plaque nerveuse étalée, recouverte par les cellules dégénérées du toit du tube nerveux. Plaque nerveuse étalée, épaissie et bourgeonnante, au niveau de l'aditus anterior. En avant du bouton de Hensen le tube nerveux est remplacé par une masse pleine.	L'extrémité antérieure du tube digestif plonge à l'intérieur d'un vaisseau résultant de la réunion du bulbe aortique et des aortes descendantes. Aortes descendantes très développées. La corde dorsale semble présenter des phénomènes de dégénérescence.	Ligne primitive normale.

Résultats fournis par la piqure de la chambre a air et de la petite extrémité de l'œuf.

J'ai piqué 34 œufs au niveau de la chambre à air. Je compte 14 absences de développement ou embryons atrophiques, c'est-à-dire 41,17 p. 100. Ce résultat ne doit pas étonner car les œufs témoins ont donné un très petit nombre d'embryons normaux. Le pourcentage n'a donc qu'une valeur relative en ce qui concerne l'influence de la piqûre.

Les embryons normaux sont au nombre de 12 (60 p. 100). Ils sont fournis le plus souvent par des œufs dont l'albumen n'a été piqué que peu profondément. Il y a 12 déformations de l'aire vasculaire (35,29 p. 100) et 4 déviations de l'embryon (11,76 p. 100).

Les embryons anormaux, au nombre de 8, proviennent le plus souvent d'œufs dont l'albumen a été piqué par l'introduction du fil de platine jusqu'au voisinage du germe. Sept de ces embryons portent des malformations du système nerveux central (87,56 p. 100); deux, des malformations d'autres organes (25 p. 100).

Il est à noter que la piqûre au niveau de la chambre à air n'amène pas de modifications apparentes dans l'équilibre de l'albumine : il ne s'en écoule pas à l'intérieur de la chambre à air.

Les piqûres au niveau de la petite extrémité de l'œuf sont au nombre de huit. Voici les résultats : trois embryons atrophiques (37,5 p. 100). Il n'existe pas d'embryon normal. Les cinq embryons anormaux présentent des malformations du système nerveux alors que les autres organes sont bien venus.

Discussion des résultats obtenus.

Parmi les premiers embryologistes il en est qui, s'occupant de la constitution de l'œuf de Poule, considéraient les enveloppes les plus externes du jaune comme faisant partie intégrante de l'œuf.

Il fut bientôt démontré que la coquille, la membrane coquillière et l'albumine étaient secrétées non par l'œuf, mais par

l'oviducte de la Poule. Les tératologues ont été ainsi amenés à considérer les membranes secondaires de l'œuf d'Oiseau comme faisant partie du milieu extérieur. Plusieurs d'entre eux ont cherché à troubler le développement de l'embryon en modifiant la constitution chimique de l'albumen. D'autres expérimentateurs se sont demandé s'il n'était pas possible d'obtenir le développement normal d'œufs de Poule privés de leur coquille, de leur membrane coquillière et d'une partie de l'albumine, ainsi Loisel (12 et 14) et Féré[1].

Pour Loisel, la coquille et la membrane coquillière de l'œuf paraissent surtout avoir pour rôle de maintenir l'albumen en place autour du jaune. Quant à l'albumen, il aurait un rôle de protection et de nutrition; il maintiendrait autour de l'ovule l'humidité nécessaire et jouerait le rôle d'un filtre vis-à-vis des microbes ayant traversé la coquille.

Loisel a versé avec précaution le contenu de la coquille d'œufs de Poule dans des critallisoirs de 50 à 60 centimètres cubes qu'il plaçait ensuite dans une couveuse à 40°. Sur six œufs ainsi traités, quatre ne se sont pas développés; les deux autres ont donné des embryons parfaitement normaux et vivants le matin du quatrième jour. Des moisissures ont alors envahi l'albumen et le soir les embryons étaient morts. Loisel empêchait la dessiccation trop rapide de l'œuf à l'aide d'un peu d'albumine fournie par un autre œuf. Dans une autre expérience, il a encore obtenu des embryons vivants et normaux au deuxième jour de l'incubation. Le même auteur a réussi à faire développer des ovules de Poule dans l'albumen de Canard mais sans obtenir des embryons normaux.

Féré (5) a expérimenté trois procédés pour se rendre compte de la façon dont l'embryon de Poulet résiste aux traumatismes de l'œuf. L'ouverture de la face supérieure de la coquille et la fermeture de la brèche ainsi faite par un verre de montre stérilisé, collé au silicate de potasse, s'accompagne d'une faible proportion de monstres, mais donne une très grande mortalité. L'ouverture par la grosse extrémité de l'œuf tenu debout avec obtu-

1. Les nombreuses notes relatant les expériences de Féré ne sont pas indiquées dans l'index bibliographique; elles ont presque toutes paru dans les derniers volumes des *Comptes rendus de la société de Biologie*.

ration par un fragment de coquille stérilisé, détermine relativement peu d'anomalies et permet souvent une survie de plusieurs jours. L'incubation *in vitro*, l'œuf étant versé en totalité dans un récipient stérilisé, détermine des décès et quelques anomalies. Pourtant, lorsque le germe occupe la surface libre et que la membrane vitelline n'est pas déchirée dans l'aire blastodermique, l'embryon peut se développer un certain temps (jusqu'au sixième jour dit Féré). En général, il subit un retard notable. Celui-ci porte principalement sur l'aire vasculaire qui est presque toujours peu étendue, relativement au développement de l'embryon. Féré fait aussi remarquer que dans l'incubation *in vitro*, le germe ne peut gagner la partie supérieure du jaune que pendant les premiers jours. Il conclut que la résistance de l'embryon du Poulet aux traumatismes est assez grande. Elle est insuffisante pour qu'il soit avantageux d'appliquer ces moyens à l'étude de la production artificielle des monstruosités. Féré met en doute l'interprétation des expériences de Fol et Warynski (25), qui attribuent à la compression locale un certain nombre de monstruosités.

Je ne me permettrai pas de mettre en doute les observations de Loisel et de Féré. Mais leurs résultats, obtenus après des lésions graves des enveloppes secondaires de l'œuf, sont en tel désaccord avec les miens, que je ne puis accepter qu'avec de grandes réserves les observations non suivies du contrôle des coupes. Il m'est en effet arrivé fréquemment de ne reconnaître les anomalies d'embryons âgés de 48 à 72 heures qu'à l'examen des coupes, et cette étude m'a paru presque toujours indispensable pour déterminer de quelle nature était une malformation apparente.

Divers auteurs ont recherché l'influence morphogène de diverses solutions en les introduisant dans l'albumen d'œufs de Poule. Ainsi Pouchet et Beauregard (15), Fubini (9), etc. Mais parmi ces expérimentateurs, Féré est celui dont les recherches sont les plus intéressantes au point de vue où je me place. Je ne donnerai pas ici l'analyse des nombreuses notes que Féré a publiées sur ce sujet. D'une façon générale, que l'auteur ait utilisé des substances qualifiées de tératogènes ou qu'il ait employé un liquide témoin tel que l'eau distillée, il a obtenu très souvent

des embryons anormaux. Ce n'est que par comparaison de statistiques que Féré arrive à se rendre compte de la puissance tératogène du corps expérimenté. L'auteur n'indique pas, que je sache, les points de la coquille par lesquels il a introduit le liquide. Il n'indique pas non plus si l'examen des embryons a été fait à l'aide des coupes sériées.

Les anomalies observées le plus souvent par Féré sont la cyclopie, l'anophtalmie, l'omphalocéphalie, le spina-bifida, les atrophies de la queue ou de la tête, les flexions de l'embryon, la pseudencéphalie, l'exencéphalie, les kystes embryonnaires, les embryons granuleux, l'hétérotaxie, la duplicité du cœur.

Je n'ai jamais observé d'hétérotaxie ni de duplicité du cœur; mais la cyclopie, l'anophtalmie, la pseudencéphalie, le spina-bifida, l'exencéphalie sont des malformations qui rentrent dans le cadre de celles que j'ai obtenues.

L'omphalocéphalie n'a été observée qu'une fois. Les embryons granuleux ou kystiques rentrent dans la catégorie de ceux que j'ai désignés sous le nom d'atrophiques. Quant aux anomalies que Féré appelle atrophies de la tête et de la queue, les expressions qu'il emploie pour les désigner sont trop imprécises; elles ne sauraient correspondre à une malformation déterminée.

En somme, la piqûre de l'œuf permet d'obtenir presque toutes les catégories de malformations rencontrées par Féré. Il est nécessaire de comparer les statistiques que j'ai faites avec celles de cet auteur.

Dans la note sur la multiplicité des causes des variations de l'orientation de l'embryon de Poulet, Féré raconte avoir injecté dans 165 œufs de l'eau distillée et stérilisée qu'il considère comme un liquide généralement inoffensif. Il a obtenu 127 embryons normaux, 5 cas d'hétérotaxie, 28 monstres, 10 absences de développement. Soit, en rangeant les hétérotaxies parmi les monstruosités, une proportion de monstruosités de 21,29 p. 100 parmi les embryons développés. Si Féré a pratiqué l'injection de l'eau distillée par la grosse extrémité de l'œuf, je peux rapprocher cette statistique de celle que j'ai établie pour les piqûres faites au niveau de la chambre à air. Ces piqûres m'ont donné 40 p. 100 de monstruosités parmi les embryons développés. Dans ce cas il serait permis de dire que la piqûre de l'al-

bumine a une influence beaucoup plus importante que la simple injection d'eau distillée. Il est vrai que la production de monstruosités dépend beaucoup de la profondeur à laquelle on introduit le fil de platine; dans un certain nombre de cas je l'ai enfoncé jusque dans le voisinage du germe. Dans la même note, **Féré**, dans une statistique intéressante, donne le nombre de monstruosités obtenues sur 179 œufs témoins incubés artificiellement. **Féré** compte 7 absences de développement et 38 monstres, soit 22,09 p. 100 des embryons développés. Ce chiffre est très voisin de celui obtenu après injection d'eau distillée dans l'albumen.

Telles que **Féré** les a pratiquées, les piqûres des enveloppes de l'œuf sont donc inoffensives. Il est vraisemblable qu'il a opéré loin du germe et sans que la canule à injection pénètre profondément dans l'albumen.

En somme, les effets du procédé tératogénique que j'ai utilisé ne peuvent être comparés qu'au point de vue de l'identité partielle des malformations obtenues, aux résultats de **Féré**.

Je dois dès à présent me demander comment agit la piqûre de l'œuf et sur quoi elle agit.

Que la lésion ait été faite au voisinage du germe ou qu'elle ait été faite à une des extrémités de l'œuf, elle produit très fréquemment des monstruosités de l'embryon et des déformations de l'aire vasculaire. On peut voir à l'examen des tableaux que l'adhérence du blastoderme à la membrane coquillière n'est pas nécessaire à la production d'une monstruosité, et que cette adhérence peut coexister avec un embryon normal. J'ai cherché, par diverses expériences, à établir quel rôle joue dans la production des anomalies la lésion des différentes enveloppes secondaires de l'œuf : ainsi j'ai tâché de limiter la lésion à la coquille. Pour cela, d'un coup de tiers-point, j'ai produit une petite rupture de l'enveloppe calcaire sans déchirer la membrane coquillière — ce qui est vérifié à l'ouverture de l'œuf. — Il se produit seulement une légère boursouflure de la membrane coquillière. Dans un cas, pour me mettre à l'abri de l'action tératogène du choc, pourtant très léger, produit par le tiers-point, j'ai perforé la coquille après ramollissement par une goutte d'acide chlorhydrique. Le tableau ci-dessous résume les expériences.

Perforations de la coquille.

Situation de la perforation	Durée de l'incubation	Adhérence	Déviation	Anomalies de l'aire vasculaire	Malformations du système nerveux central	Autres malformations	Observations
A. En arrière et à droite.	50 H.	Adhérence.	La portion caudale de l'embryon est légèrement déviée.	Légère déformation du bord postérieur de l'aire vasculaire.	»	»	Embryon normal.
B. En avant et sur le petit axe de l'œuf.	50 H.	Adhérence.	»	Échancrure profonde de l'aire vasculaire en avant de la tête de l'embryon.	La vésicule oculaire droite est seule développée. Plaque médullaire étalée et bourgeonnante au niveau de l'extrémité antérieure de l'embryon. En arrière du pancréas dorsal, tube nerveux triangulaire; plus loin, tube nerveux bourgeonnant.	»	»
F' Sur le grand axe à quelques millimètres à droite du petit axe.	62 H.	Adhérence très forte.	»	»	»	»	Embryon normal.
A (a). En arrière et à droite.	63 H.	»	»	»	»	»	Embryon normal mais dont le développement ne correspond pas à 63 heures d'incubation.

On voit que, dans trois cas, il s'est produit une adhérence entre le germe et la membrane coquillière, au niveau du léger relief que présente cette dernière. Dans deux cas, il y a eu, au niveau de l'adhérence, une déformation plus ou moins profonde de l'aire vasculaire. Une fois seulement, on trouve des malformations du système nerveux. Ces faits montrent que la rupture de la coquille seulement, ou le relief de la membrane coquillière qui en résulte, sont susceptibles de modifier à leur niveau le développement de l'aire vasculaire et même de provoquer une malformation grave de l'embryon. Je me crois autorisé à rapporter à l'action de la rupture de la coquille la monstruosité obtenue, parce que, comme on le verra plus loin, des déformations très accentuées de l'aire vasculaire, n'ont aucune influence sur l'évolution embryonnaire.

Dans une autre série d'expériences, j'ai pratiqué une rupture de la coquille et de la coquillière sans introduire le fil de platine dans l'albumine. Le tableau ci-après résume les résultats obtenus.

PERFORATIONS DE LA COQUILLE ET DE LA COQUILLIÈRE.

SITUATION DE LA PERFORATION	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
C. En arrière, sur le petit axe.	50 H.	»	135° à droite.	»	Plaque nerveuse étalée, de la partie antérieure à l'extrémité caudale de l'embryon. La plaque médullaire présente de nombreux bourgeons.	Vésicules auditives rudimentaires naissant dans le fond des gouttières amniotiques.	»
M. Au niveau du germe.	41 H.	Adhérence.	180°	»	La plaque médullaire, étalée et plissée au niveau de la région céphalique, bourgeonne et se creuse d'une gouttière peu profonde dans la partie moyenne de l'embryon. A la partie postérieure de l'embryon, la plaque nerveuse se scinde en deux masses.	»	La cavité prépharyngienne contient des globules sanguins. Au niveau de la région où le tube digestif s'ouvre dans la cavité vitelline, la partie gauche de l'embryon est très réduite par rapport à la partie droite.
O. Sur le grand axe de l'œuf à droite du petit axe.	51 H.	»	45° à droite.	Aire vasculaire très légèrement déformée à droite et en avant	»	»	Embryon normal.

SITUATION DE LA PERFORATION	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
P. Au niveau du germe.	52 H.	»	180°.	Aire vasculaire placée à gauche de la piqûre, allongée suivant l'axe de l'embryon et très fortement échancrée du côté droit.	Absence de vésicule oculaire droite; la gauche est rudimentaire. Plaque nerveuse plus ou moins régulièrement étalée au niveau des vésicules cérébrales. La plaque nerveuse fournit de nombreux bourgeons dans la région du C. P. Un tube nerveux normal se forme au niveau de l'aditus anterior.	L'extrémité antérieure du tube digestif plonge dans la cavité de deux gros vaisseaux fusionnés; corde dorsale irrégulière au niveau de l'extrémité céphalique. Hypocorde hypertrophiée.	»
A. Au niveau du germe.	52 H.	»	»	»	»	»	Embryon normal.
B. En avant et à gauche.	52 H.	»	90° à droite.	»	»	»	Embryon normal.
14 sept. c. En avant et sur le petit axe de l'œuf.	76 H.	»	80° à droite.	L'aire vasculaire est située près de la chambre à air et échancrée au niveau de la perforation. Artère O. M. D. plus ramifiée que la gauche.	»	»	Embryon normal.
					… l'ébauche cristallinienne gauche.	»	»

				niveau de la perforation. Artère O. M. D. plus ramifiée que la gauche; quelques-unes de ses ramifications passent dans le territoire de cette dernière.	nerveuse bourgeonnante. Au niveau du C. P., plaque médullaire épaissie creusée de cavités irrégulières; l'une d'elles devient la cavité d'un tube nerveux à peu près normal vers la région moyenne de l'embryon. Ourentérie.		
20 sept. Nº 1. Au niveau du point le plus élevé de l'œuf.	67 H.	»	»	»	»	»	Embryon normal.
20 sept. Nº 2. Au niveau du point le plus élevé de l'œuf.	67 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
20 sept. Nº 3. Au niveau du point le plus élevé de l'œuf.	67 H.	»	»	»	Toit du tube nerveux très épaissi finissant par cloisonner le tube nerveux au niveau du pancréas dorsal; mince en avant de l'ombilic intestinal, le toit disparaît en arrière de celui-ci et la cavité du tube nerveux se remplit de globules sanguins. Plus en arrière, le système nerveux central est représenté par une masse arrondie renfermant plusieurs cavités.	»	Le tube nerveux devient normal au niveau du point où les aortes communiquent avec les vaisseaux du blastoderme.
20 sept. Nº 4. Au niveau du point le plus élevé de l'œuf.	67 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
21 sept. Nº 1. En avant et à droite.	»	»	»	La partie gauche de l'aire vasculaire est deux fois plus large que la partie droite. L'artère O. M. G. est bien plus ramifiée que la droite.	Vésicules oculaires primitives rudimentaires. Ebauche cristallinienne gauche moins développée que la droite. Etalement, bourgeonnement et ouverture du tube nerveux au niveau de l'hypophyse. Au niveau du C. P., la plaque nerveuse	Absence de corde dorsale dans la partie postérieure de l'embryon.	»

SITUATION DE LA PERFORATION	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
					se creuse d'une gouttière très étroite fermée seulement par des débris cellulaires issus de la plaque nerveuse. Bourgeonnement de la plaque nerveuse et cavités dans son épaisseur, en arrière de l'aditus anterior. La région moyenne de l'embryon présente un tube nerveux normal qui bientôt se divise en deux parties : l'une est située sur l'axe antéro-postérieur de l'embryon, l'autre se joint à la corde dorsale et s'isole avec elle dans la gouttière digestive : Ourentérie méd.		
21 sept. N° 2. En avant et à droite.	51 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
21 sept. N° 3. En avant et à droite.	51 H.	»	»	La région antérieure de l'aire vasculaire est peu développée.	Vésicules oculaires primitives rudimentaires, la gauche plus que la droite. Plaque nerveuse régulièrement étalée de l'extrémité antérieure du tube digestif à l'ébauche des vésicules auditives. Tube nerveux étalé au niveau du point où les aortes communiquent avec les vaisseaux du blastoderme. Plaque nerveuse étalée, creusée d'une gouttière ; bourgeons creusés de cavités, dans la partie postérieure de l'embryon.	»	Tube nerveux normal dans la région médullaire antérieure et moyenne.
21 sept. N° 4. En arrière et à droite.	51 H.	Très forte adhérence.	»	Le côté droit de l'aire vasculaire est très déformé et présente un mamelon médian intimement soudé à l'adhérence.	Plaque nerveuse déformée et étalée donnant un tube nerveux très court dans la région médullaire antérieure. Une trace de tube nerveux ne réapparait qu'au niveau de l'extrémité caudale.	»	Une bonne partie de l'embryon est privé de différenciation nerveuse.

Le nombre d'œufs mis en expérience a été de 16. Sur ce nombre, trois absences de développement (18,75 p. 100), cinq embryons normaux (38,46 p. 100 des embryons développés), huit embryons monstrueux (soit 61,54 p. 100 des embryons développés), portant tous des malformations du système nerveux. Les déviations de l'embryon et les déformations de l'aire vasculaire sont au nombre de sept. Il résulte donc de là que la rupture de la coquille et de la membrane coquillière, sans lésion profonde de l'albumine, — puisqu'il est impossible de rompre la coquillière sans léser l'albumine sous-jacente — s'accompagne le plus souvent de modifications profondes de l'embryon et de ses annexes.

Je me suis demandé si la rupture de la coquille et du feuillet externe de la coquillière au niveau de la chambre à air pouvait influencer le développement de l'embryon. Mes expériences sont résumées ci-après.

PERFORATIONS DE LA COQUILLE ET DU FEUILLET EXTERNE DE LA COQUILLIÈRE AU NIVEAU DE LA CHAMBRE A AIR.

SITUATION DE LA PERFORATION	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
α	51 H.	»	»	»	»	»	Embryon normal.
20 sept. *a.*	67 H.	»	»	»	»	»	Embryon normal.
20 sept. *b.*	67 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
4 octobre.	76 H.	»	»	»	»	»	Embryon normal.
20 sept. *d.*	67 H.	»	»	»	»	»	Absence de développement.
20 sept. *c.*	67 H.	»	»	»	De l'ébauche du pancréas dorsal à une faible distance de l'ombilic intestinal. le toit du tube nerveux après s'être épaissi et avoir divisé en deux la cavité médullaire. s'amincit considérablement, cependant que la paroi ventrale bourgeonne. Le toit du tube nerveux disparait au niveau de l'ombilic intestinal. Le système nerveux central est représenté par une masse arrondie creusée de cavités, dans la partie comprise entre l'ombilic intestinal et le point où les aortes communiquent avec les vaisseaux du blastoderme.	»	La partie postérieure du tube nerveux est normale.

Les absences de développement sont au nombre de deux; on compte trois embryons normaux et un embryon présentant une malformation du système nerveux. Faut-il rapporter cette malformation à l'action de la piqûre? Il est probable, vu l'absence de déviation de l'embryon et de déformation de l'aire vasculaire, que la piqûre ne doit pas être accusée.

On vient de voir que la lésion des deux enveloppes les plus externes de l'œuf produisait à elle seule des malformations aussi nombreuses et aussi accentuées que la piqûre des trois enveloppes secondaires. Je devais me demander si la lésion de l'albumine seulement au-dessus du germe était susceptible de produire des malformations :

Un certain nombre d'expériences faites dans ce but ont déjà été exposées à propos des piqûres au niveau de la chambre à air. En passant par la grosse extrémité de l'œuf, on peut aller léser avec le fil de platine l'albumine qui se trouve au-dessus du germe. En opérant ainsi j'ai obtenu presque toujours des monstruosités. Dans l'un des cas l'aiguille de platine avait longé la région la plus élevée de la membrane coquillière et y avait déterminé quelques rugosités. A leur niveau, l'albumine présentait une certaine adhérence avec la coquillière. Dans d'autres expériences, j'ai évité de toucher à la coquillière et l'adhérence ne s'est pas faite, mais presque toujours l'embryon était anormal.

Pour mettre le germe à l'abri de l'influence directe de la lésion de la coquille et de la coquillière, on peut opérer comme il suit : on pique au-dessus du germe les trois enveloppes secondaires de l'œuf, puis on le retourne de 180°; on le couche ensuite sur la piqûre. On sait que la couche d'albumine en contact avec le germe est toujours la même, malgré la rotation de l'œuf.

Les résultats sont résumés dans le tableau qui suit :

Œufs déplacés angulairement autour de leur grand axe avant l'incubation.

Situation de la perforation	Durée de l'incubation	Adhérence	Déviation	Anomalies de l'aire vasculaire	Malformations du système nerveux central	Autres malformations	Observations
d. Piqûre de la coquille, de la coquillière et de l'albumine au point le plus élevé de l'œuf.	50 H.	»	»	Encoche de l'aire vasculaire au niveau du débris de coquille.	»	»	Embryon normal. Débris de coquille tombé dans l'albumen au niveau de la piqûre. Rotation de l'œuf de 180°.
j. Piqûre de la coquille, de la coquillière et de l'albumine au point le plus élevé de l'œuf.	41 H.	»	180°	»	»	»	Embryon normal. Rotation de l'œuf de 180°.
k. Piqûre de l'albumine au-dessus du germe, le fil de platine étant	41 H.	Adhérence légère de l'albumine qui recouvre le germe à la coquillière.	180°	»	»	»	Embryon normal mais nain. Rotation de l'œuf de 180°.

à air.							
l. Perforation de la coquille et de la coquillière au point le plus élevé de l'œuf.	1 H.	»	»	»	Exagération des replis médullaires du cerveau postérieur.	»	Rotation de l'œuf de 180°.
q. Piqûre de l'albumine au-dessus du germe, le fil de platine étant introduit par la chambre à air.	52 H.	»	»	»	»	Hernie de la masse embryonnaire à travers la membrane vitelline.	Embryon atrophique. Rotation de l'œuf de 180°.
x. Piqûre de la coquille et de la coquillière au point le plus élevé de l'œuf.	48 H.	»	»	»	»	»	Embryon normal. Rotation de l'œuf de 180°.
z. Piqûre de la coquille, coquillière, albumine au point inférieur de l'œuf.	51 H.	»	45° à droite.	»	C. A. aplati dans le sens transversal. C. M. : tube nerveux ouvert à sa partie supérieure et étalé. Le C. P. est représenté par une plaque nerveuse poussant quelques bourgeons. Le tube nerveux est cloisonné dans la région médullaire moyenne.	»	Rotation de l'œuf de 180°.

SITUATION DE LA PERFORATION	DURÉE DE L'INCUBATION	ADHÉRENCE	DÉVIATION	ANOMALIES DE L'AIRE VASCULAIRE	MALFORMATIONS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	AUTRES MALFORMATIONS	OBSERVATIONS
12 sept. *a*. Piqûre de la coquille, de la coquillière et de l'albumine, au point le plus élevé de l'œuf.	63 H.	»	»	»	»	»	Embryon normal. Rotation de l'œuf de 180°.
12 sept. *d*. Piqûre de la coquille, de la coquillière et de l'albumine, au point le plus élevé de l'œuf.	63 H.	»	»	Le côté droit de l'aire vasculaire est évasé. (Pl. I, fig. 8.)	Le cloisonnement du tube nerveux au niveau du bouton de Hensen s'étend plus en avant que normalement.	»	Débris de coquille introduit au niveau de la piqûre. Rotation de l'œuf de 180°.
14 oct. N° 1. Piqûre de la coquille, de la coquillière et de l'albumine, au	75 H.	»	90° à gauche.	»	»	»	Embryon normal. Rotation de l'œuf de 180°.

de l'œuf.							
14 oct. N° 2. Piqûre de la coquille, de la coquillière et de l'albumine, au point le plus élevé de l'œuf.	75 H.	»	130° à gauche.	Forte encoche sur le côté gauche de l'aire vasculaire. Artère O. M. D. plus développée que la gauche.	»	»	Embryon normal. Rotation de l'œuf de 180°.
14 oct. N° 3. Piqûre de la coquille, de la coquillière et de l'albumine, au point le plus élevé de l'œuf.	75 H.	»	»	Artère O. M. G. très peu développée. Quelques ramifications de l'artère O. M. D. se distribuent au côté gauche de l'aire vasculaire.	L'extrémité tout à fait antérieure du tube nerveux est aplatie transversalement et présente une petite vésicule sur sa paroi latérale gauche. Vésicule oculaire gauche rudimentaire. Au niveau du C. P. le tube nerveux est représenté par une masse irrégulière possédant plusieurs cavités et poussant de nombreux bourgeons.	»	Rotation de l'œuf de 180°. Le tube nerveux devient normal au niveau de l'ébauche pulmonaire.

On voit que sur 12 œufs mis en expérience, il y a eu un embryon atrophique, 7 embryons normaux (63,63 pour 100 des embryons développés), 4 embryons anormaux (36,37 pour 100 des embryons développés). Les malformations des embryons portent uniquement sur le système nerveux. Dans quatre cas, il y a déformation de l'aire vasculaire; deux sont dues à la chute sur le germe des débris de coquille. On compte cinq déviations toutes très accentuées.

En somme la lésion de l'albumine seulement est susceptible de produire des malformations de l'embryon, mais moins souvent que lorsque les lésions des trois enveloppes s'ajoutent.

Il me paraît intéressant d'attirer l'attention sur la proportion des malformations que j'ai obtenues et de la comparer aux résultats fournis par l'incubation d'œufs soustraits aux influences troublantes.

Œufs témoins 179 (d'après Féré)	Absences de développement et embryons atrophiques [1]	Germes développés	
	3,91 p. 100	Normaux : 77,91 p. 100	Anormaux : 22,09 p. 100
Piqûres au voisinage du germe. 115	52,12	25,45	74,55
Piqûres de la chambre à air. 34	41,17	60	40
Piqûres de la petite extrémité de l'œuf. 8	37,5	0	100
Lésions de la coquille seulement. 4	0	75	25
Piqûre de la coquille et de la coquillière. 16	18,75	38,46	61,54
Lésion de l'albumine seulement (retournement de l'œuf). 12	8,33	63,63	36,37

1. J'ai compté les embryons atrophiques avec les absences de développement. Ce sont sans doute ces formes que Féré appelle embryons granuleux et embryons kystiques et qu'il considère comme monstrueux.

Ce tableau n'a certainement qu'une valeur très relative à cause du nombre très différent d'œufs mis en expérience dans chacun des cas. Il faut cependant remarquer que la proportion des malformations est très considérable quand la lésion des trois enveloppes a porté soit au niveau du germe, soit à la petite extrémité de l'œuf. Dans les expériences où j'ai cherché à faire la part de l'influence tératogène de la lésion de chaque enveloppe, les malformations sont beaucoup plus nombreuses lorsque la membrane coquillière a été lésée; dans les cas de rupture de la coquille seulement, le développement, en ce qui concerne l'embryon, a une allure presque normale.

Le temps ne m'a pas permis de poursuivre une autre série d'expériences relatives à l'influence de la piqûre au niveau ou dans le voisinage du point déclive de l'œuf. La mauvaise saison m'a surpris au début de mes recherches et a faussé les premiers résultats. J'ai obtenu dans les œufs témoins aussi bien que dans les œufs piqués un certain nombre d'embryons normaux, beaucoup d'embryons atrophiques et quelques embryons monstrueux. Je me réserve de reprendre ces expériences, dès que les circonstances me le permettront.

Il faut examiner maintenant l'effet de la piqûre sur l'embryon et ses annexes.

Dans toute recherche tératogénique un certain nombre de points sont particulièrement importants. Un procédé tératogénique parfait serait celui qui agirait à coup sûr, dont on pourrait graduer l'effet et qui enfin donnerait toujours la même malformation. Il faut avouer que jusqu'ici aucun procédé tératogénique appliqué aux préembryons d'Amniotes n'a répondu à ces désidérata. **Dareste** (2) n'est guère arrivé qu'à un résultat certain et à peu près constant : la déformation en excès de l'aire vasculaire. Mais **Rabaud** (18) fait très justement remarquer qu'on ne peut réellement parler ici de déterminisme expérimental. Il n'y a pas là formation d'une anomalie touchant un organe ou un système déterminé, mais simplement modification d'un ensemble de tissus disparates suivant le hasard d'une action purement locale.

Fol et **Warynski** (24) ont cru avoir trouvé un procédé spéci-

fique capable de donner des acéphales et des anencéphales. Leurs expériences sont un peu brutales. Quoi d'étonnant à ce que le thermocautère détruise la tête de l'embryon et produise un acéphale ; ou, supprimant le système nerveux, donne un anencéphale?

En réalité, le grand obstacle au déterminisme des expériences tératogéniques chez les préembryons d'Oiseau, c'est que l'œuf pondu possède déjà un germe segmenté ayant une individualité propre. La spécificité n'a pu être mise en évidence que sur des œufs d'Anamniotes mûrs ou venant d'être fécondés. Dans ce cas, en effet, la cause tératogène intervient dès les premières phases du développement et les dirige d'une façon presque complète. En agissant plus tardivement, la cause tératogène se trouve en présence de faits accomplis.

Néanmoins n'est-il pas possible d'obtenir un déterminisme relatif, en opérant sur des œufs d'Oiseau? Lorsque le milieu tératogène agit sur un embryon, les cellules de celui-ci sont influencées à des degrés divers comme le fait observer **Rabaud**. Aussi certains tissus se forment-ils suivant un processus normal, alors que d'autres suivent une voie nouvelle. C'est pourquoi **Rabaud** pense que le problème du déterminisme tératogénique « sera de connaître les agents qui provoquent une variation évolutive donnée, lorsqu'ils interviennent sur un organisme embryonnaire en utilisant certaines affinités de certaines parties de cet organisme à un moment donné de son évolution ».

La similitude d'action du chlorure et du bromure de sodium sur le système nerveux, des chlorures de sodium et de lithium sur les éléments vitellins, a amené **Rabaud** à introduire la notion d'*équivalent* en tératogénie expérimentale. Cette notion, sans diminuer l'importance de l'individualité du germe, permet de comprendre que des monstres identiques puissent naître sous l'influence de causes différentes.

D'après les résumés de mes différents groupes d'expériences, on a vu que le résultat le plus fréquent de la piqûre était une déformation par défaut de l'aire vasculaire. Pas plus que dans les expériences de **Dareste**, on ne peut parler ici d'action spécifique ou de déterminisme tératogénique.

Les modifications qui affectent soit l'amnios, soit certains organes de l'embryon autres que le système nerveux ne sont, le plus souvent, on le verra plus loin, que des malformations d'ordre secondaire.

Lorsque l'action de la piqûre se fait sentir sur l'embryon, elle intéresse toujours le tube nerveux ou ses dérivés. Le résultat produit n'est du reste pas toujours le même.

En somme, en agissant sur des germes déjà différenciés, mais inégalement, possédant en outre des tendances héréditaires différentes, j'ai obtenu des malformations différentes intéressant le même appareil.

Ce premier fait me paraît être très important. Par contre il m'a été impossible de trouver un rapport entre la position de la piqûre de l'œuf et l'intensité de la malformation. Il est très rare de trouver des malformations légères du système nerveux. En d'autres termes l'action de la piqûre est maxima ou nulle.

Ceci n'a rien d'étonnant. On ne pourrait trouver de degrés dans l'action de la piqûre qu'au moment où le tube nerveux se constitue et où la piqûre commence à faire sentir ses effets. C'est alors qu'il serait possible d'apprécier les troubles apportés au développement de l'ectoderme nerveux. Les embryons malformés que j'ai étudiés sont déjà très éloignés du moment où l'influence tératogène a fait sentir ses premiers effets. Aux malformations initiales se sont surajoutées un grand nombre d'anomalies secondaires, résultant de causes multiples qui n'ont aucun rapport avec la lésion de l'œuf. Ainsi, par exemple, la piqûre de l'œuf pourra déterminer la non-soudure des lèvres de la gouttière nerveuse dans la région céphalique de l'embryon. Par suite de phénomènes subséquents dus à la constitution de l'extrémité céphalique, les parois de la gouttière nerveuse s'étaleront secondairement. Donc, une lésion initiale paraissant peu importante sera transformée en une malformation grave. Il m'était donc impossible, au moment où j'ai fait mes constatations, d'évaluer l'influence primitive de la piqûre et je suis obligé de me borner à constater sa spécificité sur l'appareil nerveux.

Quant à l'aire vasculaire, ses déformations sont généralement d'autant plus accentuées que la lésion produite par la piqûre est

plus rapprochée du centre vasculaire. Ceci se comprend aisément, la lésion ayant le plus souvent pour résultat d'arrêter le développement de l'aire vasculaire au point où elle se produit.

Il me reste maintenant à essayer de dégager les principales formes d'anomalies obtenues sur l'embryon ou ses annexes. J'étudierai tout d'abord les anomalies de l'aire vasculaire, puis les déviations de l'embryon, enfin les anomalies du système nerveux et des autres organes, l'amnios y compris.

Anomalies de l'aire vasculaire.

On a pu voir, d'après le résumé de mes expériences, que ces anomalies étaient aussi fréquentes que variables comme importance. Elles portent soit sur la forme de l'aire vasculaire, soit sur la disposition des vaisseaux qui la constituent.

On sait que chez les embryons d'Oiseau, il se constitue, dans une région assez éloignée de l'embryon, un tissu spécial dont les cellules se disposent en cordons pleins ou îlots sanguins; ces îlots s'unissent les uns aux autres, leur périphérie se transforme en une paroi vasculaire tandis que les cellules centrales deviennent les globules sanguins. Ainsi prennent naissance les vaisseaux de l'aire vasculaire qui se mettent ensuite en rapport avec ceux de l'embryon.

Les variations dans la disposition des vaisseaux de l'aire vasculaire n'ont pas été étudiées. D'après l'examen des figures données dans la plupart des traités d'embryologie et dans les planches de l'Atlas de **Mathias Duval** (4), la disposition normale est la suivante. Chez les embryons du troisième ou du quatrième jour, deux gros vaisseaux, partis des côtés du corps de l'embryon, à une certaine distance de l'extrémité caudale, se distribuent dans la moitié droite et la moitié gauche de l'aire vasculaire. Ces vaisseaux, désignés sous le nom d'artères omphalo-mésentériques droite et gauche, poussent leurs fines ramifications jusqu'au sinus terminal. Le sang revient à l'embryon par l'intermédiaire des veines omphalo-mésentériques. Les veines sont en général moins apparentes que les artères; elles se ramifient

sur les côtés droit et gauche de l'aire vasculaire et se réunissent pour donner quatre branches principales : deux veines vitellines antérieures droite et gauche et deux veines vitellines postérieures droite et gauche. Les veines vitellines antérieures paraissent le plus souvent être la continuation du sinus terminal. D'après les figures de Duval elles peuvent se fusionner et il n'existe alors qu'une veine vitelline antérieure. Des deux veines vitellines postérieures, la gauche est plus développée que la droite. Celle-ci se résout presque immédiatement en de fins ramuscules qui marchent dans la direction du sinus terminal. La gauche longe l'extrémité postérieure de l'embryon et reçoit de nombreuses collatérales. Elle semble prendre naissance par des racines assez volumineuses à la partie postérieure du sinus terminal : c'est en réalité la veine vitelline postérieure de l'embryon.

Modifications dans la constitution de l'aire vasculaire.

J'ai observé dans un assez grand nombre de cas des arrêts de développement des cordons sanguins primitifs, semblables à ceux qu'a figurés Dareste dans les cinq premières figures de la planche IV du *Traité de la production des monstruosités.*

Les arrêts de développement sans formation de vaisseaux par confluence des cordons sanguins ont toujours coïncidé avec une atrophie de l'embryon suivie de dégénérescence. L'embryon atrophique est caractérisé par une différenciation irrégulière et incomplète des feuillets; on trouve des épaississements discontinus de l'ectoderme, des traces de vaisseaux intra-embryonnaires et une disposition de l'entoderme qui rappelle en certains points une gouttière digestive. Cet arrêt de développement ne me paraît pas être la conséquence de l'action tératogène de la piqûre. Peut-être est-il favorisé par elle. En tous cas je l'ai observé, et sur des œufs piqués et sur des témoins. — Chez quelques embryons, j'ai rencontré une transformation incomplète des cordons sanguins en vaisseaux vitellins. Sur l'un d'eux (8 août, n° 1'), la piqûre correspond au bord postérieur de l'aire vasculaire et a produit une échancrure de ce bord. Alors que toute la partie postérieure de l'aire vasculaire ne possède que

des cordons sanguins, la partie antérieure montre quelques vaisseaux. L'embryon, âgé de 75 heures, est un embryon atrophique présentant néanmoins un rudiment d'encéphale (Pl. I, fig. 1). Par contre, un embryon (11 août, n° 8) âgé de 93 heures (Pl. I, fig. 2) montre une disposition inverse; cependant la piqûre occupe la même situation et le bord postérieur de l'aire vasculaire est profondément échancré. L'embryon, qui a atteint un développement assez avancé, est en désagrégation. Il présente quelques malformations : absence d'ébauche oculaire gauche, vésicule auditive gauche rudimentaire, absence de l'ébauche du foie, bourgeonnement de la partie postérieure du tube nerveux. A l'extrémité postérieure de l'embryon, les vaisseaux sont dilatés. Les veines omphalo-mésentériques sont presque complètement atrophiées au niveau de leur pénétration dans l'ébauche cardiaque. Tous les vaisseaux de l'embryon sont vides de sang.

Parmi les embryons recueillis à la suite de piqûre au niveau du point le plus bas de l'œuf, il en est un, âgé de 93 heures, où la différenciation de l'aire vasculaire en vaisseaux ne s'est faite que dans la partie centrale (Pl. I, fig. 6). La zone périphérique est déformée et ne présente que des cordons sanguins. Quelques petits vaisseaux abordent l'embryon, ils forment les rudiments des artères omphalo-mésentériques et des veines vitellines antérieures et postérieures. L'embryon est couché sur le côté droit; il est anormal et en voie de désagrégation.

Dareste avait remarqué que l'embryon meurt au bout d'un temps plus ou moins long lorsque la transformation de l'aire vasculaire en vaisseaux et en matériel sanguin se fait incomplètement. Des résultats que je viens de présenter, on pourrait conclure que la mort rapide de l'embryon se produit lorsque les cordons sanguins persistent tout près de lui et que l'existence plus prolongée des cordons sanguins à la périphérie de l'aire vasculaire est compatible avec une survie de l'embryon. Toutefois il faut faire quelques restrictions. En effet, chez un embryon de 76 heures (4 octobre, n° 5), un peu moins développé que ne le comporte cet âge et dont l'œuf avait été piqué au niveau de la chambre à air, j'ai observé les faits suivants : l'aire vasculaire était dépourvue de cordons sanguins et à l'œil nu on n'aper-

cevait pas de vaisseaux. L'examen à la loupe fit voir un réseau extrêmement fin et à mailles très espacées (Pl. I, fig. 5). L'embryon présentait comme malformations une cyphose assez accentuée en arrière de la région céphalique et une non-fermeture de la gouttière nerveuse dans la partie moyenne de la région médullaire. Le cœur et les vaisseaux intra-embryonnaires étaient bien formés, mais ne renfermaient que de rares éléments sanguins. Sur les coupes (Pl. III, fig. 3), on apercevait çà et là la trace des vaisseaux de l'aire vasculaire. Cet embryon était vivant, les organes ne présentaient aucun signe de dégénérescence. Il est donc probable que, dans les cas cités plus haut, ce n'est pas le manque d'éléments sanguins qui provoque la mort de l'embryon, mais plutôt la cause de l'arrêt de développement de l'aire vasculaire.

Dans un assez grand nombre de cas, j'ai observé des anévrysmes sur les vaisseaux de l'aire vasculaire. Ces anévrysmes sont situés le plus souvent sur de très fins ramuscules artériels ou veineux. Pareilles anomalies ont déjà été signalées. J'ai trouvé des formations kystiques renfermant des globules sanguins sur deux embryons dont l'aire vasculaire n'avait pas de déformation très marquée. Ces formations, dont la figure 2 (Pl. III) montre une coupe, paraissent être uniquement constituées par un sac entodermique. Les cellules qui composent la paroi sont hautes et à protoplasma vacuolaire. Entre elles, il existe çà et là des rudiments de vaisseaux sanguins, sans communication avec les vaisseaux du blastoderme, et quelques vacuoles assez volumineuses. L'orifice du sac est fermé par du tissu mésodermique renfermant des îlots sanguins en train de se transformer en vaisseaux. Dans la partie voisine de l'aire vasculaire on ne trouve pas d'îlots sanguins de ce stade. Les cellules mésodermiques directement en contact avec la cavité ont une forme endothéliale. La surface de la paroi entodermique montre quelques éléments endothéliaux. En aucun point, ce kyste sanguin n'est en communication avec des vaisseaux. Il me paraît être dû à l'évolution anormale d'un ou plusieurs îlots sanguins qui ont repoussé l'entoderme au-dessous du plan du blastoderme. Les éléments sanguins proprement dits sont encore

bien conservés et présentent des phénomènes de division ; les éléments périphériques des cordons sanguins n'ont subsisté que par places, précédant dans la désagrégation les éléments contenus dans la cavité du kyste.

Déformations de l'aire vasculaire.

Ces déformations ne s'accompagnent pas toujours de variations dans la distribution des principaux vaisseaux artériels ou veineux.

J'étudierai tout d'abord les déformations sans modification des gros troncs vasculaires, puis les déformations accompagnées de variations de ces vaisseaux.

La piqûre de l'albumine ou simplement des enveloppes les plus extérieures de l'œuf produit très fréquemment la déformation de l'aire vasculaire. Dareste avait déjà obtenu expérimentalement des modifications dans la forme de l'aire vasculaire. Son procédé consistait à porter à une température supérieure à celle de la couveuse un point de la coquille correspondant à un des côtés de l'aire vasculaire. Dareste a ainsi produit des accroissements de l'aire vasculaire au niveau du point surchauffé. Ces accroissements arrivent à donner à l'aire vasculaire la forme d'un ovale plus ou moins allongé. Dareste a pu faire occuper à l'embryon différentes positions dans l'ovale ainsi obtenu. Il considère cette déformation comme s'accompagnant très fréquemment de diverses anomalies, dont une assez fréquente, l'hétérotaxie. Celle-ci se produit, mais non d'une manière constante, dans le cas où la partie la plus développée de l'aire vasculaire se trouve à gauche de l'embryon. La déformation de l'aire vasculaire, ajoute Dareste, n'a par elle-même aucune importance, mais elle présente le très grand intérêt d'être le seul fait de tératogénèse que l'on ait pu obtenir d'une manière certaine chez les embryons d'Oiseau.

Dans mes expériences, la déformation de l'aire vasculaire n'est pas une déformation par excès comme dans les résultats obtenus par Dareste ; c'est une déformation par défaut qui se traduit le plus souvent par une encoche plus ou moins profonde

dans le disque de l'aire vasculaire. Certains faits me permettent de me faire une idée du mode d'action de la piqûre sur l'aire vasculaire. Il est possible, en effet, de produire à coup sûr une encoche dans l'aire vasculaire, de la façon suivante : faire à l'aide d'un tiers-point un petit orifice dans le voisinage du point le plus élevé de l'œuf, introduire par l'orifice dans l'albumen un débris de coquille, par exemple, puis retourner l'œuf de 180° pour supprimer l'influence de la perforation de la coquille et de la membrane coquillière. L'aire vasculaire se développe normalement, sauf au point où le débris de coquille pèse sur elle.

Une très légère pression paraît donc suffisante pour arrêter en un point le développement des vaisseaux vitellins. Il est permis de penser que la simple piqûre de l'albumen ou des membranes les plus externes de l'œuf, produit le même effet et que le procédé employé a pour résultat d'augmenter, tout au moins localement, la pression sur le blastoderme.

Dans quelques cas j'ai fait deux piqûres distantes l'une de l'autre de moins d'un centimètre et dans une région de la coquille correspondant au blastoderme. Sur quatre expériences, deux fois l'aire vasculaire était déplacée et nullement en rapport avec les piqûres; deux fois il s'est produit une double encoche correspondant aux deux points piqués. Le développement n'était pas assez avancé (46 heures) pour distinguer dans l'aire vasculaire la position des gros vaisseaux.

J'ai obtenu 7 embryons avec distribution normale des vaisseaux vitellins et encoches plus ou moins profondes dans l'aire vasculaire. Chez deux d'entre eux, âgés de 63 heures, le côté droit de l'aire vasculaire avait subi un arrêt dans son développement (Pl. I, fig. 3). Les embryons étaient normaux sauf quelques cloisonnements dans le tube nerveux. Chez un autre, âgé de 43 heures, l'encoche est du côté gauche, un peu en arrière (Pl. I, fig. 7); il existe à son niveau une adhérence très forte; l'embryon est normal. Les deux suivants, l'un de 67 heures, l'autre de 50 heures, normaux tous les deux, présentent une aire vasculaire dont le bord postérieur est rectiligne; à noter seulement que l'embryon de 67 heures est couché sur le côté droit.

Enfin, sur les deux derniers, l'un de 42 heures, l'autre de 50 heures, l'encoche est sur le bord antérieur. Le plus jeune embryon est normal, celui de 50 heures présente de nombreuses malformations du système nerveux central.

De ces résultats, je puis conclure qu'une déformation de l'aire vasculaire peut exister sans modifier sensiblement le cours des gros vaisseaux vitellins; en outre, une encoche même profonde de l'aire vasculaire ne s'accompagne pas forcément d'anomalies de l'embryon.

Déformations de l'aire vasculaire s'accompagnant de modifications dans le cours des vaisseaux.

a) Modifications de la distribution des vaisseaux habituels.

Ces modifications sont très fréquentes, notamment lorsque l'encoche de l'aire vasculaire correspond à la position de l'un des principaux vaisseaux vitellins.

Je citerai la distribution anormale des artères omphalo-mésentériques chez un embryon normal de 50 heures (Pl. I, fig. 4) dont l'aire vasculaire est très allongée et de forme ovalaire. Les branches principales des artères omphalo-mésentériques courent parallèlement aux bords droit et gauche de l'aire vasculaire; leurs ramifications terminales sont normales à ces bords. Chez un autre embryon (Pl. II, fig. 13) les ramifications des artères omphalo-mésentériques rappellent les ramifications dendritiques de certaines cellules nerveuses (cellules moussues).

Enfin la symétrie qui existe normalement dans la distribution des artères omphalo-mésentériques, peut-être altérée soit au point de vue topographique, soit au point de vue du volume des deux artères.

Ce dernier cas m'amène à parler de l'atrophie de l'un des vaisseaux vitellins. Il ne semble pas qu'il y ait toujours un rapport entre la position de l'encoche de l'aire vasculaire et le vaisseau atrophié. Ainsi, chez un embryon normal de 76 heures, l'encoche très profonde porte directement en avant de l'extrémité céphalique de l'embryon; l'artère omphalo-mésentérique droite, qui est bien développée, se distribue à la moitié droite de

l'aire vasculaire et au tiers antérieur de la moitié gauche. L'artère omphalo-mésentérique gauche est par contre très réduite (Pl. I, fig. 8).

b) Absence d'un des gros vaisseaux de l'aire vasculaire. — L'absence d'une des veines vitellines antérieures n'est pas une anomalie très remarquable, puisque très fréquemment les deux veines antérieures sont fusionnées. Cette absence est très visible lorsque l'unique veine antérieure aborde la tête de l'embryon non pas directement en avant, mais sur les côtés. Chez un embryon de 76 h. (30 septembre S. a., n° 2), la veine vitelline antérieure gauche existe seule. Elle est assez volumineuse près de la tête de l'embryon (Pl. I, fig. 9) et reçoit, avant sa disparition au-dessous du corps de l'embryon, un pinceau de veinules extrêmement riche. Dans un autre cas (embryon de 75 h., 8 août, n° 2) la veine vitelline antérieure gauche existe seule (Pl. II, fig. 10); les veinules qui représentent le rameau droit portent presque toutes de petits anévrysmes. Les variations à signaler sur les veines vitellines postérieures n'intéressent guère le plus souvent que leur volume.

Il n'est pas très rare de trouver, en même temps qu'une déformation assez forte de l'aire vasculaire, l'absence d'une des artères omphalo-mésentériques.

J'ai observé trois embryons où l'artère du côté opposé à celui de la piqûre existait seule et se ramifiait des deux côtés de l'embryon en passant en arrière de l'extrémité caudale. Chez l'un d'eux, un vaisseau extrêmement fin, se rendant à l'embryon paraissait représenter l'artère omphalo-mésentérique absente. Je dois ajouter que l'artère développée peut se trouver du côté de l'échancrure (Pl. I, fig. 9). L'absence d'un de ces vaisseaux n'est donc pas en rapport direct avec la déformation de l'aire vasculaire.

c) Vaisseaux surnuméraires. — J'ai noté un dédoublement de l'artère omphalo-mésentérique droite. Les deux vaisseaux, l'un antérieur et l'autre postérieur, abordaient l'embryon tout près l'un de l'autre et se partageaient à peu près également l'irrigation de la portion droite de l'aire vasculaire. L'embryon était normal mais couché sur le côté droit, et l'échancrure de l'aire vasculaire entamait le bord droit (Pl. II, fig. 11).

On sait que normalement les artères omphalo-mésentériques se terminent dans le sinus terminal par un certain nombre de ramifications et que de nombreux capillaires veineux en partent pour aller former les veines vitellines. Dans quatre cas, correspondant à des embryons normaux d'une quarantaine d'heures, j'ai vu quelques vaisseaux naître dans le voisinage de l'embryon par de fines ramifications, augmenter progressivement de volume et aller se jeter à plein canal dans le sinus terminal. au niveau de l'échancrure de l'aire vasculaire (Pl. II, fig. 12). Dans l'une de ces observations un vaisseau semblable, assez développé, existait du côté opposé à la déformation, et l'artère omphalo-mésentérique gauche correspondante était peu développée.

Ces vaisseaux surnuméraires semblent destinés à amener le sang artériel au sinus terminal et à suppléer, qu'il y ait déformation ou non, les artères omphalo-mésentériques.

De cet exposé il résulte que les modifications du contour de l'aire vasculaire ne paraissent être en relation directe ni avec les malformations de l'embryon, ni avec les variations des vaisseaux vitellins principaux.

Variations des vaisseaux vitellins sans déformation de l'aire vasculaire.

La variation la plus simple que j'aie observée est une asymétrie dans la distribution des deux artères omphalo-mésentériques. Le côté le moins irrigué correspond le plus souvent au siège de la piqûre. Les anévrismes ne sont pas rares dans le territoire de l'artère omphalo-mésentérique atrophiée (Pl. II, fig. 15). Quelquefois la forme de l'aire vasculaire peut paraître parfaitement normale, néanmoins l'embryon n'occupe pas sa place habituelle; il est déplacé et très voisin de la zone qui correspond à la piqûre (Pl. II, fig. 16). Dans ce cas, on a réellement affaire à une atrophie de l'aire vasculaire du côté correspondant à la piqûre et à un développement considérable du côté opposé. L'artère omphalo-mésentérique qui irrigue le territoire le moins étendu se ramifie abondamment sur le territoire opposé. Enfin

un embryon normal peut occuper sa place habituelle sur une aire vasculaire parfaitement régulière, et une artère omphalo-mésentérique faire défaut. Celle qui existe présente alors de fortes ramifications dans la région de l'aire vasculaire qui lui correspond et de riches et fines ramifications tout le long du bord opposé (Pl. II, fig. 18). Dans celui des embryons qui a été figuré, l'artère omphalo-mésentérique gauche existait seule; la lésion de l'albumine avait été faite par la grosse extrémité de l'œuf, par conséquent du côté gauche de l'embryon. J'ai constaté, à l'examen des coupes, une légère asymétrie céphalique, le côté droit de la tête étant plus développé que le côté gauche. Par contre, l'aorte descendante gauche était plus volumineuse que la droite. Celle-ci ne communiquait avec les vaisseaux du blastoderme que par des capillaires fins et peu nombreux.

Dans aucune de mes expériences je n'ai obtenu d'hétérotaxie. **Dareste** avait pensé que cette anomalie était due le plus souvent à un excès de développement de l'aire vasculaire du côté gauche, suivi de l'inversion du tube cardiaque. L'excès de développement de l'aire vasculaire ne lui apparaissait du reste pas comme la seule cause de cette anomalie; il fallait encore un certain nombre de conditions extérieures dont l'existence était prouvée par la production en série de l'inversion des viscères.

Dareste n'a pas déterminé ces causes. **Fol** et **Warynski** pensaient que cette malformation est produite par l'accroissement moindre du côté gauche de l'embryon. Ces auteurs, après avoir fait une fenêtre dans la coquille d'un œuf en incubation, ont ralenti, par l'action de la chaleur rayonnante, le développement de la moitié gauche de l'embryon dont la croissance est normalement plus rapide. Ils ont ainsi constaté qu'on pouvait produire l'hétérotaxie en ralentissant surtout le développement du côté gauche de l'ébauche cardiaque.

D'après ce que j'ai pu observer, les inégalités du développement de l'aire vasculaire et des deux moitiés de l'embryon au profit du côté droit, n'ont pas altéré la position des organes de l'embryon.

Déviations de l'embryon.

Depuis les recherches de **Féré** (3) on sait que les déviations de l'embryon de Poulet sont fréquentes en dehors de toute influence troublante et qu'elles deviennent plus nombreuses de près d'un tiers si l'évolution du germe est troublée par des interventions diverses. **Féré** a établi une statistique des déviations de l'embryon où ne figurent que des œufs témoins. Les déviations inférieures à 45° ne rentrent pas en ligne de compte. **Féré** note 4,06 p. 100 de déviations à droite, 12,18 p. 100 à gauche, 1,74 p. 100 d'interversions (déviations de 180°). Les œufs qui ont reçu de l'eau distillée donnent 5,16 p. 100 de déviations à droite, 18,70 à gauche et 1,29 d'interversions.

Dans mes expériences, les piqûres au voisinage du germe fournissent 14,54 de déviations à gauche, 12,74 p. 100 à droite et 3,64 p. 100 d'interversions. Dans les cas de perforation de la coquille seule je n'ai pas observé de déviations de l'embryon; la perforation de la coquille et de la coquillière donne 7,69 p. 100 de déviations à gauche, 30,76 p. 100 à droite et 15,38 p. 100 d'interversions. La piqûre faite au niveau de la chambre à air fournit 10 p. 100 de déviations à gauche. 10 p. 100 à droite et 5 p. 100 d'interversions. Dans les cas de piqûre à la petite extrémité de l'œuf, je note 20 p. 100 de déviations à gauche, 20 p. 100 à droite et pas d'interversions. Enfin, sur les œufs qui ont subi une rotation de 180° après la piqûre, je compte 18,18 p. 100 de déviations à gauche, 9,09 à droite et 18,18 p. 100 d'interversions.

De ce qui précède je retiendrai seulement le grand nombre d'interversions que j'ai obtenues.

Comment peut-on concevoir ces déviations de l'embryon? Pour **Rabaud** « les désorientations de l'embryon prouvent que les différenciations normales s'effectuent normalement aux dépens de régions quelconques du blastoderme, pourvu que ces régions soient placées dans les conditions normales ».

Il ajoute qu'il y a là des faits en opposition avec la théorie de la mosaïque de **Roux** et qui démontrent d'autre part que les

différenciations du germe proviennent bien d'actions incidentes. En somme **Rabaud** considère le germe, et par conséquent le jaune de l'œuf, comme immobiles et n'étant pas susceptibles de mouvements de rotation à l'intérieur de l'albumen. Je ne partage pas sur ce point les idées de **Rabaud**.

Mathias Duval (4) a montré depuis longtemps que dès le début de la segmentation de l'œuf de Poule, il y avait indication de la symétrie bilatérale de l'embryon. Il est possible, d'après les dimensions des blastomères, de reconnaître l'extrémité céphalique de l'extrémité caudale. D'autre part, il y a un rapport étroit entre la position qu'occupera l'embryon dans le germe et le lieu où se font les phénomènes de gastrulation. La ligne primitive se constitue toujours aux dépens des plus gros blastomères, situés en arrière de la région céphalique. De plus, il est facile de constater que le jaune de l'œuf a une certaine mobilité à l'intérieur de l'albumine. Je crois qu'il faut attribuer à cette mobilité la plupart des cas de déviation de l'embryon, surtout ceux qui ne s'accompagnent pas de malformations de l'aire vasculaire. En tous cas, j'ai pu constater que les déviations peuvent apparaître très tôt et peuvent se reconnaître à des stades de ligne primitive.

Dans certains cas de déformation de l'aire vasculaire, la disposition des branches terminales des principaux vaisseaux vitellins indique qu'il n'y a pas eu rotation de l'aire vasculaire, mais seulement déviation de l'embryon. Dans l'embryon qui est figuré (Pl. II, fig. 14), la piqûre est à son côté droit. L'embryon, dévié de 90° à gauche, oppose l'extrémité caudale au point lésé.

C'est à ce même phénomène de mobilité du jaune qu'il faut rapporter un certain nombre de déplacements de l'aire vasculaire, qui se rapproche le plus souvent de la chambre à air, sans que l'orientation de l'embryon soit modifiée. Ce déplacement éloigne l'aire vasculaire du point lésé.

Je rattacherai aux déviations de l'embryon un certain nombre de cas d'inversion de la torsion de l'embryon sur l'axe longitudinal. Les uns ont été obtenus après introduction du fil de platine par la chambre à air jusqu'au-dessus du germe, ce qui ne permet pas de localiser la lésion à l'un des côtés de l'embryon;

les autres proviennent d'œufs piqués à droite du point le plus élevé de l'œuf.

J'ai observé un certain nombre de fois des embryons dont l'axe longitudinal présentait des incurvations anormales. L'un d'eux, obtenu après une double piqûre sur le petit axe de l'œuf, présentait la forme de deux U juxtaposés dont les concavités étaient tournées, vers l'avant pour l'un, vers l'arrière pour l'autre. Il est possible que l'embryon ait trouvé dans les deux points lésés, au niveau desquels s'étaient établies des adhérences, un obstacle à son allongement, d'où son reploiement. A signaler enfin un certain nombre d'embryons cyphotiques; la cyphose portait sur la région céphalique. Il est du reste impossible de rapporter ces déformations à une position déterminée de la piqûre.

Étude des malformations du système nerveux central.

Le résumé de mes expériences montre que l'action tératogène de la piqûre des enveloppes de l'œuf ne se produit sur l'embryon qu'après une durée d'incubation dépassant généralement le premier jour. Je n'ai pas eu pour but de rechercher comment s'établissent les malformations du système nerveux central. Il est cependant quelques faits d'observation, relatifs à cette question, que je crois utile de signaler. Ainsi, chez un embryon âgé de 26 heures (8 août, n° 6 ; piqûre en arrière et à gauche), la ligne primitive est encore bien visible et, en avant d'elle, la plaque médullaire se transforme en gouttière nerveuse. Celle-ci n'a pas partout les caractères habituels. Elle est très profonde, ses parois sont très rapprochées l'une de l'autre et ne laissent entre elles qu'une très mince lumière à l'extrémité antérieure de l'embryon (figure 1).

La gouttière nerveuse et la corde dorsale dépriment fortement à ce niveau la paroi médiane de la gouttière digestive. Il est à penser que, lors de la formation de l'intestin céphalique, il se produira un véritable déplissage de la paroi dorsale de la gouttière digestive et, consécutivement, un étalement de la gouttière nerveuse. Ce fait me laisse en outre supposer que l'étale-

ment de la lame nerveuse, dans la région céphalique d'embryons plus développés, n'est pas toujours dû à un simple arrêt de son développement.

L'anomalie que je viens de décrire peut encore avoir un autre résultat. Il est possible que les lèvres de la gouttière nerveuse se soudent avant celles de la gouttière digestive. Le tube nerveux ainsi formé fera hernie à l'intérieur de la gouttière digestive et plus tard, dans l'intestin céphalique; il se formera de l'omphalocéphalie.

Rabaud (17) pense que l'omphalocéphalie pourrait être due à la formation très précoce de l'ébauche cardiaque. Les traces de

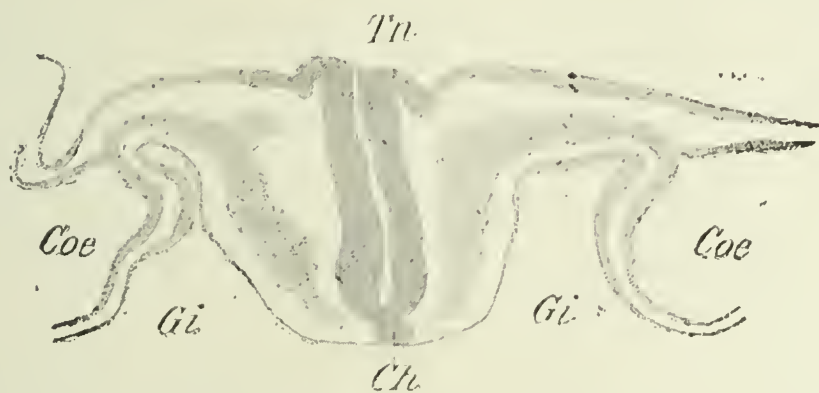


Fig. 1. — Coupe transversale passant dans la région céphalique d'un embryon de 26 heures (Vérick obj. 0. Reichert ocul. 4, demi-tirage du tube microscopique, chambre claire) : *Tn*, gouttière nerveuse ; *Ch*, corde dorsale ; *Gi*, gouttière intestinale ; *Coe*, cavité cœlomique.

cette ébauche, dans l'embryon que je viens d'étudier, ne sont pas plus apparentes que dans les embryons de la fin du premier jour. Du reste, il est peu probable que cet embryon fût devenu omphalocéphale. Cette anomalie ne m'est apparue qu'une seule fois dans la série des monstres que j'ai recueillis. Mais je tenais à faire remarquer combien le processus capable de donner naissance à une plaque nerveuse étalée dans la région céphalique est voisin des phénomènes susceptibles de déterminer l'omphalocéphalie.

Un autre embryon, incubé 52 heures, présente, outre un retard de développement très considérable, les particularités suivantes. Il existe une dyssymétrie très considérable de la lame nerveuse au niveau du cerveau antérieur et du cerveau moyen. La ligne suivant laquelle doit se faire la soudure des lèvres de la gouttière nerveuse est fortement déjetée du côté droit et l'une des lèvres est plus élevée que l'autre. Il est facile de prévoir que sa soudure ne se fera pas ou se fera mal.

Les ébauches cérébrales et médullaires peuvent présenter chez des embryons plus âgés de légères anomalies. Ainsi un embryon de 41 heures (1) montre des replis médullaires du cerveau postérieur plus saillants que normalement. Un autre, de 63 heures, présente à la partie postérieure, contre le bouton de Hensen, un cloisonnement du tube nerveux qui s'étend plus en avant que normalement. Je ferai remarquer, en effet, qu'il est tout à fait constant que la partie la plus reculée du tube nerveux offre, à ce stade du développement, des cloisons et de multiples lumières.

A signaler aussi chez un embryon de 76 heures, qui ne présente d'autre anomalie grave qu'une cyphose assez accentuée dans la région céphalique postérieure, la non-fermeture de la gouttière nerveuse dans la région médullaire moyenne.

Enfin un embryon de 42 heures (19 juillet, n° 3) offre les particularités suivantes. Le cerveau moyen a sa paroi dorsale extrêmement épaisse et la paroi ventrale très mince. Le reste du système nerveux central est normal.

Les anomalies que je viens de rapporter sont parfaitement compatibles avec une évolution complète de l'ébauche nerveuse. Celles que je vais examiner maintenant ont une importance beaucoup plus grande et ne permettraient vraisemblablement pas la constitution d'un cerveau ou d'une moelle susceptibles de fonctionner régulièrement.

Les mêmes raisons qui m'ont empêché d'évaluer l'influence primitive de la lésion tératogène sur l'embryon me paraissent aussi s'opposer à la description de types bien définis d'anomalies du système nerveux central.

Ces anomalies, en effet, se surajoutent le plus souvent les unes aux autres sur le même embryon. C'est ici qu'il serait particulièrement nécessaire de connaître les premiers stades des malformations. A défaut de ces renseignements, j'ai classé, d'une façon aussi simple que possible, les anomalies que j'ai observées. Elles peuvent se ramener à trois grandes catégories :

A. — Anomalies résultant de l'absence de fermeture partielle ou totale de la gouttière nerveuse.

B. — Absences de développement de portions de la plaque médullaire ou de ses dérivés.

C. — Anomalies résultant de la croissance excessive ou « désordonnée » de différentes portions de l'axe nerveux embryonnaire : bourgeonnements, cloisonnements, dédoublements.

A. — *Anomalies résultant de l'absence de fermeture partielle ou totale de la gouttière nerveuse.*

J'ai pu établir un certain rapport entre la position de la piqûre de l'œuf et les régions de la plaque médullaire où la fermeture en un tube nerveux ne s'est pas effectuée. Lorsque la piqûre porte en avant de l'embryon, la non-soudure des lèvres de la gouttière médullaire s'observe surtout dans la région cérébrale et se prolonge rarement dans la portion médullaire du tube nerveux. Par contre, dans les cas de piqûre en arrière du germe, il est rare de trouver la plaque médullaire étalée seulement dans la région cérébrale ; plus rare encore de trouver sa non-transformation en tube nerveux limitée à la région médullaire ; le plus fréquemment la plaque médullaire reste étalée sur toute la longueur de l'axe nerveux.

On sait que, normalement, la soudure des lèvres de la gouttière médullaire commence au niveau du cerveau postérieur. Dans les cas de piqûre en avant du germe, si la soudure commence à se faire, elle rencontrera, en progressant vers le cerveau antérieur, une influence tératogénique croissante puisqu'elle se rapproche du point lésé, une influence décroissante en se propageant dans la région médullaire. Ceci tendrait à expliquer que les piqûres en avant du germe entraînent le plus souvent un étalement de la plaque médullaire limité à la région cérébrale. Par contre, lorsque la piqûre est située en arrière du germe, sa zone d'action paraît s'étendre à tout l'axe cérébro-spinal.

Un certain nombre de processus secondaires, développés vraisemblablement assez tard, compliquent souvent les phénomènes de non-soudure des replis médullaires, peuvent même les simuler.

L'anomalie la plus simple est une soudure discontinue des lèvres de la gouttière nerveuse. Un embryon, parfaitement

Juin 1904.

normal ailleurs, possédait un tube nerveux fermé dans toute la région cérébrale et ouvert dans la région moyenne de l'axe médullaire. A l'extrémité caudale, la soudure des lèvres de la gouttière nerveuse s'était faite aussi régulièrement que si elle avait continué le processus parti du cerveau postérieur.

On verra du reste plus loin que la partie moyenne de la moelle constitue un lieu de moindre résistance pour l'influence de la piqûre.

Il n'est pas rare de trouver, coexistant avec une moelle et un cerveau postérieur normaux, une plaque nerveuse étalée dans la région du cerveau antérieur et du cerveau moyen. Toutes ces anomalies sont simples et s'expliquent aisément.

Lorsque la plaque nerveuse reste étalée, sa croissance résultant surtout de la multiplication de ses cellules les plus superficielles (cellules germinatives), se fait principalement en épaisseur ; malgré cela elle peut présenter quelquefois, dans la région cérébrale par exemple, un étalement assez considérable. Dans ce cas, un tube nerveux d'apparence normale peut prendre naissance par des processus d'ordre secondaire. Ou bien il se produit dans la région médiane ou dans une zone voisine une véritable gouttière nerveuse dont l'occlusion, par soudure de ses lèvres, donnera un tube nerveux à peine plus petit que le comporterait l'âge de l'embryon ; ou encore la plaque nerveuse se renfle en certains points et, dans la masse cellulaire ainsi constituée, peut apparaître une lumière d'ordinaire peu étendue. Le tube nerveux né de la sorte se détache parfois de la face profonde de la plaque nerveuse. Ce dernier mode de formation peut être comparé, partiellement tout au moins, au processus de constitution de l'axe cérébro-spinal chez les Poissons osseux.

Par contre, il est possible qu'un tube nerveux fermé se transforme en une plaque étalée. J'ai rencontré quelques embryons chez lesquels une portion de la région cérébrale du tube nerveux était ouverte à l'extérieur. Des débris cellulaires et des phénomènes de dégénérescence, visibles en avant et en arrière sur le toit du cerveau moyen ou du cerveau postérieur, indiquaient le mode de formation de ce pseudo-étalement du tube nerveux. A ce propos, je ferai remarquer que dans l'état actuel

de la tératogénie, il est bien difficile de faire rentrer les anomalies que j'ai observées dans la classification de Geoffroy Saint-Hilaire. La classification, en effet, est basée sur la constatation des résultats définitifs; elle s'applique à des individus anormaux adultes ou arrivés à un état de développement embryonnaire très avancé.

Dans des observations recueillies sur des embryons peu avancés dans le développement, il faudrait faire usage d'une classification basée non seulement sur des données anatomiques, mais surtout sur l'origine des phénomènes morphologiques anormaux. En un mot la classification devrait être physiologique.

On trouvera plus loin la description des troubles apportés dans la forme des autres organes de l'embryon par la non-soudure des lèvres de la gouttière.

B. — Absence de développement de portions de la plaque médullaire ou de ses dérivés.

Je parlerai tout d'abord de quelques embryons dont le tube nerveux est en certains endroits moins développé qu'il devrait l'être. Je citerai, par exemple, un embryon (11 août, n° 8) dont le cerveau antérieur, bien qu'en dégénérescence, montre encore des parois suffisamment nettes pour être reconnues normales. Le cerveau antérieur ne présente que l'ébauche oculaire droite; mais ce qui est surtout remarquable, c'est son état rudimentaire. Alors que l'embryon, âgé de 93 heures, présente dans ses autres parties un développement correspondant à cet âge, son cerveau antérieur est celui d'un embryon de 60 heures.

Chez un autre embryon (27 juillet, n° 5), le tube nerveux est à peine plus volumineux que le canal de Wolff, et sa cavité est très petite (Pl. III, fig. 4). Cette anomalie s'étend de l'ébauche hépatique à l'extrémité caudale. Je dirai plus loin les modifications dans la forme de l'embryon et dans la disposition des autres organes qui sont sous la dépendance de cet état rudimentaire du tube nerveux.

D'autres fois il ne se fait qu'une différenciation partielle de

l'ectoderme en ébauche nerveuse. Ainsi, j'ai observé l'absence de la portion la plus antérieure de la plaque médullaire. Dans ce cas, l'extrémité céphalique de l'embryon peut revêtir différents aspects : ou bien elle est constituée par un amas de mésenchyme recouvert d'ectoderme non différencié, ou bien encore le tube cardiaque présente en avant de l'embryon et de l'extrémité antérieure du tube digestif une courbure assez accentuée. Le tube cardiaque est logé dans une cavité pariétale très spacieuse. Dans le premier de ces aspects, le tube digestif est normal (figure 2); l'absence de développement paraît surtout intéresser la région du cerveau antérieur et une partie du cerveau moyen. Dans le second, il semble que la non-différenciation de l'ectoderme en ébauche nerveuse ait intéressé toute la région cérébrale; le tube nerveux, qui ne représente qu'une ébauche médullaire, est néanmoins fermé à la partie antérieure.

A côté de ces anomalies, je rangerai celles où la différenciation de l'ectoderme en tissu nerveux se fait d'une façon discontinue. J'ai observé ce fait chez un embryon de 51 heures (21 septembre, d'). Dans la région antérieure de cet embryon, l'ectoderme et l'entoderme sont régulièrement étalés. Le premier de ces feuillets présente des épaississements irréguliers qui bourgeonnent dans la profondeur, tout en restant étalés en surface, et qui correspondent à une plaque médullaire déformée. En un certain point, apparaît une dépression médiane de l'entoderme qui représente une gouttière digestive. A ce niveau, il se détache de la face inférieure de la plaque médullaire un petit tube creux, qui est peut-être un infundibulum. En arrière de cette région, l'ectoderme ne montre aucune trace de différenciation nerveuse; il faut arriver à l'extrémité postérieure de l'embryon pour voir réapparaître une ébauche nerveuse sous forme d'un petit tube en contact avec l'ectoderme. La majeure partie de l'embryon est donc privée d'ébauche nerveuse.

Chez l'embryon dont j'ai parlé tout à l'heure et dont l'ébauche médullaire est de dimensions si réduites, la partie la plus reculée du cerveau postérieur est représentée par des fragments de cordons cellulaires isolés les uns des autres, les uns pleins, les

autres présentant une cavité. Il m'est impossible de décider si cette fragmentation de l'ébauche nerveuse est primitive ou secondaire.

Un fait que j'ai observé très fréquemment dans les embryons que j'ai étudiés, c'est l'absence d'une ou des deux ébauches oculaires. Ces anomalies ont fait l'objet d'un grand nombre de travaux et sont rangées le plus souvent sous le nom de cyclopie ou d'anophtalmie. Récemment a paru sur cette question une importante étude de **Rabaud** (19). Je vais exposer les principales conclusions de cet auteur. J'en rapprocherai ensuite les faits

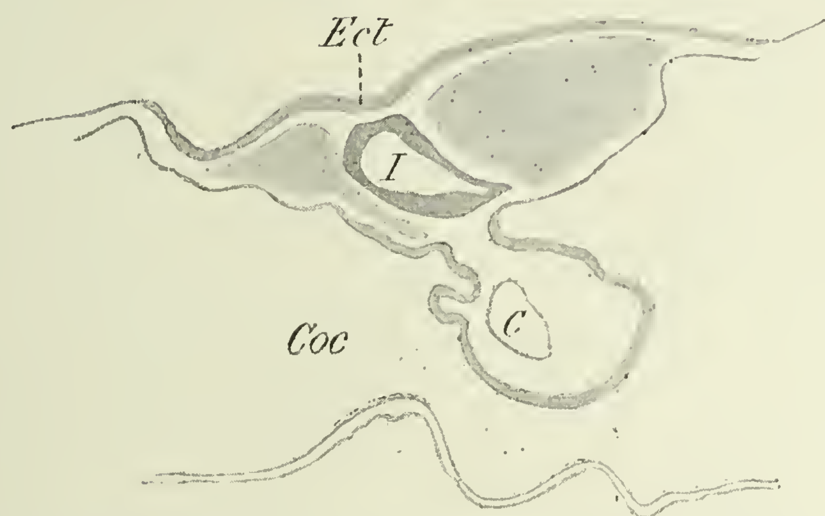


Fig. 2. — Coupe transversale passant par l'extrémité céphalique d'un embryon de 41 heures (25 juillet, n° 1) : même grossissement que pour la figure précédente. *Ect*, ectoderme n'ayant pas subi la transformation en ébauche cérébrale ; *I*, intestin céphalique ; *C*, ébauche de cœur ; *Coc*, cavité pariétale.

que j'ai observés en indiquant en quoi ils confirment les observations de **Rabaud** ou en quoi ils en diffèrent.

En ce qui concerne l'invagination optique, **Rabaud** l'a vue apparaître chez les cyclocéphaliens suivant trois modes différents. Dans le cas le plus simple, la formation des vésicules optiques primitives se rapproche du processus normal, autant que le permet l'étalement de la lame nerveuse cérébrale. Les invaginations optiques s'accroissent dans le sens dorso-ventral et se rapprochent de l'ectoderme de l'embryon. Quelques-uns de mes embryons présentent une disposition identique.

Dans le second mode d'invagination de la vésicule optique, que **Rabaud** considère comme le plus fréquent, il se forme un seul diverticule parfois cloisonné, occupant la ligne médiane. Cette unique invagination en représenterait deux plus ou moins

rapprochées et plus ou moins confondues. C'est aux dépens de la partie ventrale de cette invagination que se forment les ébauches rétiniennes. Mes observations me forcent à rejeter les explications de **Rabaud**. J'ai vu quelquefois en effet des dispositions identiques à celle que représente la figure 10 du travail de cet auteur; mais entre les deux pédicules oculaires portés par le diverticule optique unique, j'ai trouvé le plus souvent un infundibulum allant se mettre en rapport avec une fossette hypophysaire ou s'en rapprochant beaucoup. Je crois donc qu'il faut envisager à un tout autre point de vue cette gouttière médiane de la lame nerveuse étalée, et je serais volontiers porté à y voir le résultat d'un phénomène secondaire de constitution d'un tube nerveux. Il n'est pas en effet impossible de voir se former, soit sur la ligne médiane, soit sur les côtés de la plaque nerveuse, une invagination longitudinale présentant tous les caractères de la partie ventro-latérale d'un cerveau intermédiaire (fig. 3).

L'encéphale des embryons cyclocéphaliens est représenté par une lame nerveuse plus ou moins régulièrement étalée. Cependant **Rabaud** a constaté chez quelques individus la fermeture partielle de cette lame nerveuse; les bords latéraux s'incurvent, arrivent au contact et se soudent. Cette lame obturante néoformée n'aurait pas son homologue dans le cerveau normal. La lame cérébrale étalée serait, d'après **Rabaud**, un tube cérébral normal développé et projeté sur le plan horizontal. Il est possible que les dimensions transversales de la lame cérébrale soient égales à celles d'un cerveau normal au même stade; mais je ferai remarquer qu'il est peut-être hasardeux de faire état de l'égalité de dimensions d'organes normaux et anormaux. A mon avis il se peut qu'il y ait homologie entre le toit du cerveau des cyclocéphaliens et celui d'un tube nerveux normal.

Je n'ai jamais observé le processus de prolifération massive donnant naissance aux invaginations optiques. **Rabaud** signale aussi un autre mode de formation des vésicules optiques chez les cyclocéphaliens : c'est une invagination antérieure, allongée transversalement et fort étroite dans le sens antéro-postérieur. A ses dépens prennent quelquefois naissance deux diverticules latéraux qui sont des ébauches rétiniennes. **Rabaud** ajoute que

la partie médiane de cette dépression unique est nettement infundibuliforme ; après s'être rétrécie graduellement pour n'être plus qu'une cavité tubaire, elle se termine en cul-de-sac un peu en avant de la poche de Rathke sans prendre contact avec l'ectoderme ventral. J'ai observé aussi dans un certain nombre de cas un infundibulum qui se rapprochait de l'ectoderme. Celui-ci était souvent dépourvu de fossette hypophysaire. Je crois que l'invagination antérieure de **Rabaud** doit être considérée comme ayant la valeur non pas d'un pédicule optique

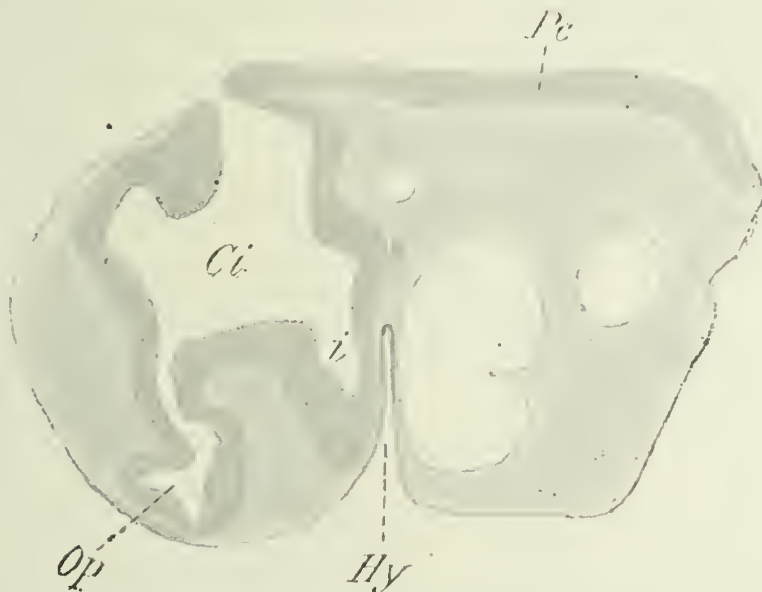


Fig. 3. — Coupe transversale de la région céphalique d'un embryon de 50 heures (B). (Vérick obj. 0, Reichert ocul. 4, chambre claire.) CI, vésicule cérébrale intermédiaire, formée secondairement; *Pc*, plaque nerveuse cérébrale étalée; *Op*, ébauche oculaire droite (la gauche n'existe pas); *I*, infundibulum; *Hy*, diverticule hypophysaire.

primitif, mais bien d'une partie ou peut-être même de la totalité d'un cerveau antérieur primitif formé secondairement.

Je rapporterai maintenant plusieurs cas d'absence de vésicule optique primitive. Le cerveau antérieur du premier embryon (11 août, n° 8, 93 heures) est rudimentaire, mais sa forme est normale. Il n'existe que la vésicule oculaire primitive droite. Elle naît à sa place habituelle. Chez le deuxième embryon (30 septembre, 76 heures) le cerveau antérieur a une forme et un développement normaux, mais il commence à se désagréger; la vésicule optique gauche est seule reconnaissable. Le cerveau antérieur du troisième embryon n'a pas une forme tout à fait normale. Il présente du côté ventral un petit infundibulum à droite duquel se trouve une invagination optique bien nette. Un léger épaississement de la paroi cérébrale indique le point où aurait dû naître la vésicule gauche. Enfin, sur un quatrième

embryon âgé de 50 h. (b) on trouve des dispositions assez comparables à celles que **Rabaud** a décrites sous le nom d'invagination optique unique et longitudinale des cyclocéphaliens. Du côté droit de la lame nerveuse primitivement étalée, s'est formé secondairement une invagination qui porte du côté droit une vésicule optique unique et d'apparence normale, du côté gauche un infundibulum allant se mettre en rapport avec une fossette hypophysaire.

De ces quelques observations, il ne résulte pas que l'absence d'une vésicule optique, chez des embryons assez développés et dont le cerveau antérieur à une forme normale, ou presque normale, doive être rapportée toujours à des phénomènes tératologiques très importants survenus pendant le tout jeune âge de ces embryons. J'ai constaté l'absence totale ou presque totale d'une des vésicules optiques sur un cerveau antérieur en voie de développement; les processus normaux qui auraient pu ensuite diriger son accroissement auraient probablement fait disparaître le rudiment d'ébauche oculaire. Dans le dernier cas signalé, l'absence d'une vésicule oculaire peut être mise sur le compte des troubles très graves qui ont altéré le système nerveux dans la région céphalique de l'embryon.

Bien que les malformations de l'ébauche cristallinienne ne puissent pas être rangées dans les altérations du système nerveux, je les signalerai néanmoins ici pour les rapprocher de celles de la vésicule optique. Sur ce sujet mes observations confirment celles de **Rabaud**. J'ai constaté un certain nombre de fois l'absence du cristallin. Ces absences du cristallin peuvent coïncider avec un développement normal de la vésicule oculaire primitive. Celle-ci peut même se déprimer en cupule rétinienne. Comme on l'a remarqué depuis longtemps, la cupule rétinienne n'est donc pas due à un processus d'ordre purement mécanique. Enfin il existe des phénomènes de corrélation entre la rétine et le cristallin, phénomènes déjà signalés par **Rabaud**, que j'ai pu également observer. Il n'y a jamais d'ébauche cristallinienne du côté où l'une des deux vésicules optiques ne s'est pas développée. Par contre je n ai jamais observé (sans que je veuille pour cela mettre en doute leur existence) les formations cristalliniennes doubles ou très rapprochées figurées par **Rabaud**.

C. — Anomalies résultant de croissance excessive ou désordonnée de l'axe cérébro-spinal.

Parmi les anomalies les plus simples à ranger dans cette classe (anomalies qui peuvent vraisemblablement être compatibles avec un développement ultérieur normal du système nerveux central), je citerai les cloisonnements de la lumière du tube nerveux. Ces cloisonnements ne s'observent jamais dans la région cérébrale sans que des malformations plus ou moins compliquées leur aient permis de se former. Normalement, en

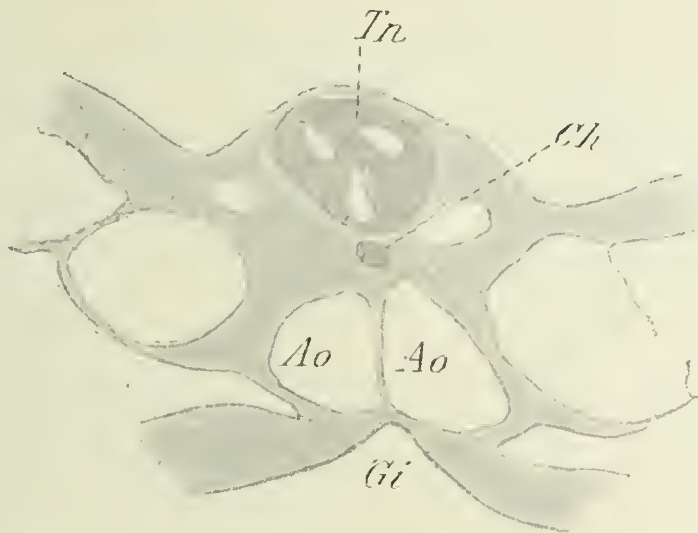


Fig. 1. — Coupe transversale de la région médullaire moyenne d'un embryon de 90 heures. *Tn*, tube nerveux cloisonné; *Ch*, corde dorsale; *Ao*, aortes; *Gi*, gouttière intestinale. Même grossissement que précédemment.

effet, la lumière du tube nerveux dans la région céphalique est trop large pour permettre à des ponts d'éléments cellulaires de s'établir d'un côté à l'autre de la cavité. Par contre, il n'est pas très rare de rencontrer, sur des embryons dont le tube nerveux est partout ailleurs bien conformé, des phénomènes de cloisonnement dans la région médullaire. Normalement même chez le Poulet et chez le Canard on peut voir semblables formations dans la partie la plus reculée de l'ébauche médullaire, immédiatement en avant du bouton de Hensen, au-dessus des traces du canal neurentérique. On peut trouver aussi plusieurs petites lumières dans la partie tout à fait postérieure du tube nerveux. On a vu plus haut que, dans un cas d'anomalie très légère de l'ébauche nerveuse, ce cloisonnement normal s'étendait plus en avant qu'il n'est habituel. Mais la région de choix pour cette

anomalie est la partie moyenne de l'ébauche médullaire, en avant ou au niveau du point où les artères omphalo-mésentériques naissaient des aortes descendantes (fig. 4). A côté de cette anomalie relativement légère, je placerai les malformations résultant de bourgeonnements anormaux du tube nerveux. Ces bourgeonnements, qu'ils se produisent ou bien dans la région cérébrale ou bien dans la région médullaire, ont tous un caractère commun : celui de se faire à l'extérieur de ces ébauches. Je vais tout d'abord étudier des bourgeonnements peu importants qui intéressent seulement une portion très limitée de l'ébauche du système nerveux central. Dans la région cérébrale, ils sont surtout très fréquents lorsque la plaque nerveuse est restée étalée. Ils naissent le plus souvent de la façon suivante : il se produit en un point de la lame cérébrale un bourgeon plein qui se creuse d'une cavité par écartement des cellules. (il est exceptionnel qu'un diverticule se forme et se pédiculise). Les vésicules ainsi formées se détachent pour la plupart de la substance nerveuse et se retrouvent quelquefois à une certaine distance du point où elles ont pris naissance. Leur position par rapport au tube nerveux ou à la plaque nerveuse étalée est très variable. Souvent situées sur les bords de la lame nerveuse ou du côté dorsal des ébauches cérébrales, on peut aussi les trouver sur la ligne médiane tout près de la corde dorsale. Il se produit assez fréquemment au niveau de la corde dorsale de petits bourgeons pleins assez minces.

Je reviendrai sur eux lorsque je parlerai des modifications que l'étalement de la plaque nerveuse apporte dans la région cérébrale. Quelle signification attribuer aux vésicules que je viens de décrire? Saint-Remy (22) a observé un embryon de Poulet chez qui la gouttière nerveuse ne s'était fermée en aucun point de la région cérébrale. Le développement de cette plaque médullaire étalée à été régulier; c'est-à-dire que si l'on pouvait obtenir la jonction des deux bords externes de cette plaque on reconstituerait le cerveau tel qu'il est normalement à ce stade. Dans la région du cerveau intermédiaire, sur chacun des bords de la plaque médullaire, l'auteur a constaté la présence de deux petits bourgeons creux, nés de l'épithélium nerveux et

semblables aux vésicules que j'ai décrites plus haut. Il ne semble pas, d'après les figures données par **Saint-Remy**, qu'il y ait eu formation de diverticules. L'auteur pense que ce sont là des ébauches épiphysaires paires. Cette observation s'accorderait avec celle de **Locy** (10 et 11), qui a décrit chez les embryons de Sélaciens des vésicules paires. Pour **Locy** deux de ces vésicules représenteraient les ébauches passagères d'yeux latéraux disparus; les deux autres donneraient par fusion l'organe pinéal. **Locy** aurait aussi retrouvé ces vésicules optiques accessoires chez l'embryon de Poulet âgé de 24 heures. **Saint-Remy** pense

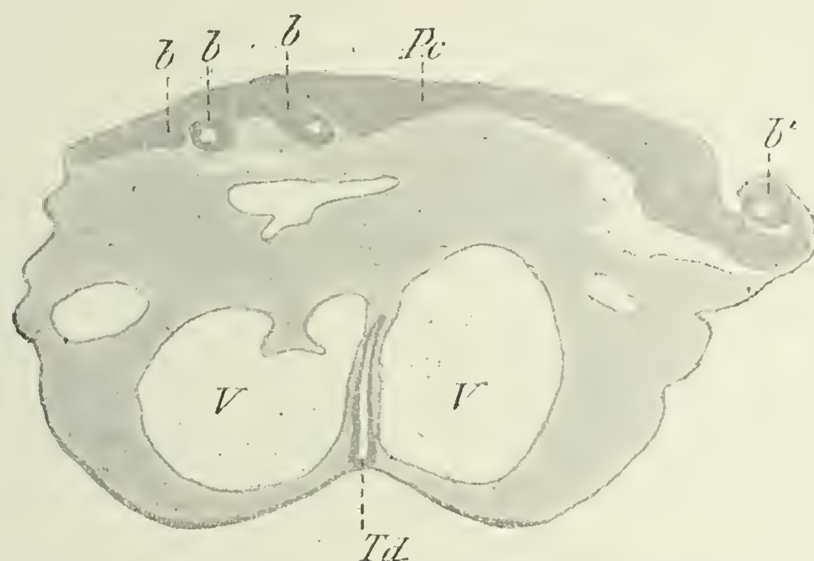


Fig. 5. — Coupe passant par la région cérébrale antérieure d'un embryon de 51 heures. (Même grossissement que précédemment). *Pc*, plaque cérébrale étalée ; *b*, bourgeons de cette plaque, dont l'un *b'* occupe la position d'une ébauche épiphysaire ; *v*, vaisseaux céphaliques ; *Td*, tube digestif.

donc que son observation peut prouver que le mode de développement actuel de l'épiphyse et de la paraphyse chez les Oiseaux aux dépens d'une ébauche impaire a été précédé du développement aux dépens d'ébauches paires.

Rabaud (19) admet l'interprétation de **Saint-Remy** et pense que les bourgeons décrits par cet auteur ne sauraient être confondus avec des productions kystiques banales. Il fait simplement des restrictions sur la cause capable de provoquer l'apparition de bourgeons pairs aux lieu et place des bourgeons impairs habituels. Je me rangerai également à cet avis, et je pense qu'il est bien difficile d'admettre des réapparitions de modes ancestraux de développement chez des embryons ayant subi une influence tératogène capable de produire des modifications aussi profondes que l'étalement de la lame cérébrale. Je croi-

rais même, étant donnée la multiplicité des points où j'ai observé semblables bourgeonnements, que ce sont là des productions kystiques sans valeur phylogénitique (figure 5). Un cas pourtant se rapproche beaucoup de ceux que décrit Locy : il s'agit d'un embryon de 98 heures (3 août, n° 1'). L'embryon a comme anomalies un développement retardé de l'ébauche oculaire gauche, des cloisonnements et des bourgeonnements du tube nerveux dans la région médullaire moyenne. Les vésicules hémisphériques commencent à se détacher du cerveau antérieur primitif (fig. 6 et 7). Immédiatement en avant du point où le diverticule hémisphérique gauche prend naissance, et en partie sur la racine de ce diverticule, il existe un bourgeon creux assez allongé dont la lumière est très étroite et qui porte à son extrémité une petite vésicule arrondie. Les cavités de ces formations ne communiquent pas avec celle du tube nerveux. En avant de l'endroit où le bourgeon adhérent se détache de la paroi cérébrale, on trouve une série de petites vésicules incomplètement détachées. Sur presque toute la région correspondante et du côté droit, on trouve une série de semblables vésicules un peu moins nombreuses, plus petites, et dont l'une est rattachée à la paroi nerveuse par un pédicule mince et allongé. La position de ces vésicules correspond bien à la région la plus antérieure du toit du futur cerveau intermédiaire. Ces formations seraient plutôt des paraphyses que des épiphyses ; mais, je le répète, si, dans les observations de Saint-Remy comme dans les miennes, ces vésicules occupent la position d'organes normaux, il est bien difficile d'admettre une complète homologie.

Les bourgeonnements du tube nerveux dans la région médullaire sont presque aussi fréquents que les cloisonnements. Ils occupent presque toujours la région moyenne du tube nerveux. Les bourgeons présentent les mêmes caractères que dans la région céphalique. Le plus souvent ils forment des vésicules sans communication avec la cavité du tube nerveux ; plus rarement de véritables diverticules. Lorsque ces derniers existent, ils se séparent quelquefois du tube nerveux et donnent alors des vésicules qui se placent le plus souvent de chaque côté de la ligne médiane, contre les parois latéro-dorsales du

tube nerveux. Un embryon de 93 heures (11 août, n° 8) en donne un exemple tout à fait typique. Non loin de l'extrémité caudale se détachent deux vésicules de même forme et de même grandeur. Leur cavité n'est plus en communication avec la lumière du tube nerveux. Elles sont placées symétriquement de chaque côté de l'ébauche médullaire. D'une façon très générale, lorsque dans la région médullaire le tube nerveux donne naissance à des bourgeons nombreux ses dimensions diminuent beaucoup.

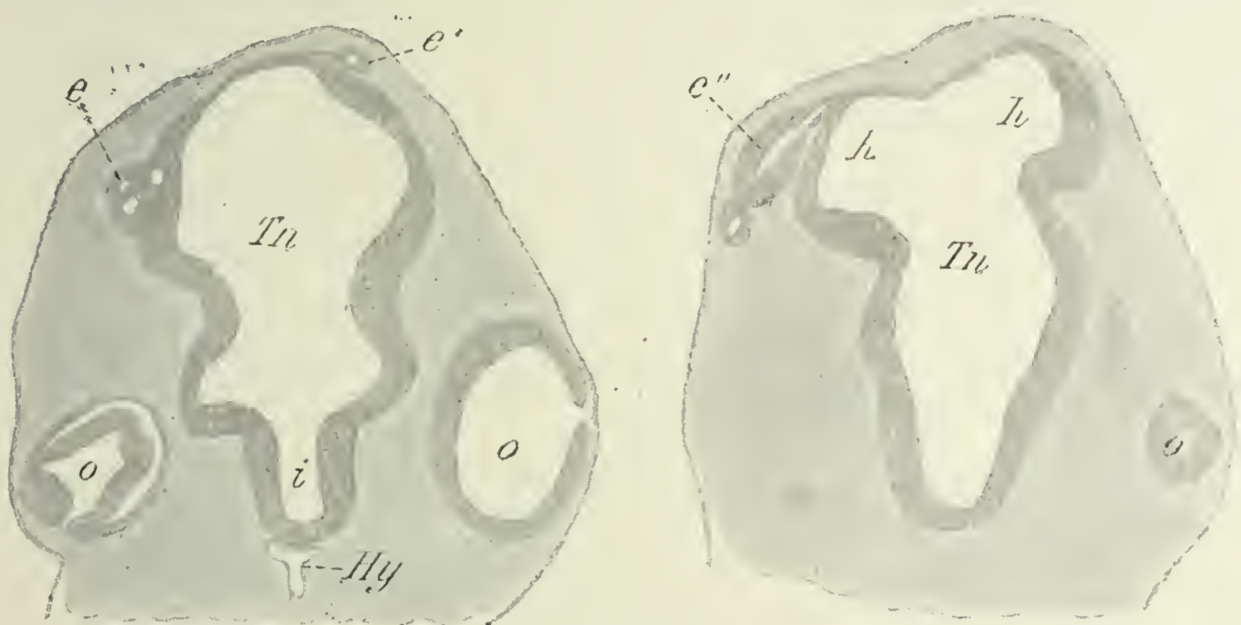


Fig. 6 et 7. — Coupes passant par le cerveau intermédiaire d'un embryon de 98 heures. *Th*, vésicule cérébrale intermédiaire ; *i*, infundibulum ; *Hy*, diverticule hypophysaire ; *o*, ébauche oculaire ; *h*, ébauches des vésicules hémisphériques. *e*, *e'*, *e''*, bourgeons bilatéraux occupant la position d'ébauches épiphysaires ou paraphysaires.

Si l'on a affaire à une plaque médullaire étalée qui donne un certain nombre de vésicules, l'une d'entre elles, sans qu'il y ait eu formation de gouttière ou d'invagination, peut se transformer en un tube nerveux petit mais de forme normale. Il y a là, comme dans la région céphalique, possibilité de formation secondaire d'un tube nerveux aux dépens d'une plaque nerveuse étalée.

Ce fait m'amène à parler des phénomènes de dédoublement de l'ébauche nerveuse. Ces dédoublements peuvent se faire suivant deux plans différents : 1° le plan de symétrie bilatérale de l'embryon, 2° un plan frontal. L'origine de ces dédoublements est différente suivant que le dédoublement se fait aux dépens d'une plaque nerveuse étalée ou aux dépens d'un tube nerveux. Lorsqu'il s'agit d'une plaque nerveuse étalée dans la région céphalique, j'ai pu observer quelquefois, indépendamment des

diverticules oculaires, des invaginations assez profondes se produisant aux dépens de l'ectoderme différencié, et tendant à donner deux tubes cérébraux. J'ai vu des processus identiques dans la région médullaire, mais alors toute la plaque médullaire est employée à la formation des deux gouttières et prend en section transversale la forme d'un oméga minuscule (fig. 8). Ce dédoublement latéral de l'ébauche nerveuse peut-être dû aussi à un bourgeonnement latéral du tube nerveux. Il est possible d'assister, sur quelques-uns des embryons que j'ai examinés, à l'origine d'une pareille formation. Il s'agit tout d'abord d'un phénomène de cloisonnement : le toit du tube nerveux pousse vers le plancher un bourgeon plus ou moins épais qui divise la cavité épendymaire en deux cavités secondaires. Sur un embryon, recueilli en dehors de la série de mes expériences, les deux tubes nerveux ainsi formés et isolés l'un de l'autre présentent un aspect normal, leurs dimensions sont identiques, mais ils sont plus petits que ne l'aurait comporté l'âge de l'embryon. Dans les phénomènes de dédoublements latéraux observés à la suite de piqûre de l'œuf, les deux tubes nerveux n'ont jamais une forme régulière et l'un d'eux est toujours plus volumineux que l'autre. C'est au-dessous du plus volumineux que se trouve la corde dorsale qui indique le tube nerveux primitif. **Rabaud** (20) a observé un cas analogue : il s'agit d'un embryon cyclope. Dès le début de la région médullaire, le côté gauche de l'embryon possède deux lames musculaires alors que le côté droit n'en a qu'une. Vers le milieu de la région médullaire la corde dorsale quitte le plan médian du corps et vient se placer du côté droit. Presque en même temps, la lame nerveuse s'épaissit dans son milieu et sur son bord gauche. En arrière de ce point, la lame médullaire tend à se fermer, tandis que dans l'épaississement médian apparaît une lumière de plus en plus large. L'épaississement du bord gauche se creuse d'une cavité. Peu à peu l'indépendance des deux masses nerveuses s'établit; il se forme deux tubes médullaires possédant chacun une cavité épendymaire. Entre les deux axes nerveux, dont le droit est seul en rapport avec la corde dorsale, on trouve une plaque musculaire surnuméraire, for-

mation que j'ai aussi constatée quelquefois. La division du tube nerveux se continue jusqu'à l'extrémité postérieure de l'embryon, chaque axe médullaire accompagnant l'un des deux membres postérieurs.

Rabaud discute l'hypothèse de **Louis Blanc** (1) suivant laquelle deux embryons se seraient tout d'abord développés mais dont l'un se serait progressivement atrophié.

Les seules formations doubles de l'embryon étudié par **Rabaud** sont le tube médullaire et les lames musculaires. Je crois que le bourgeonnement précoce et latéral du tube nerveux

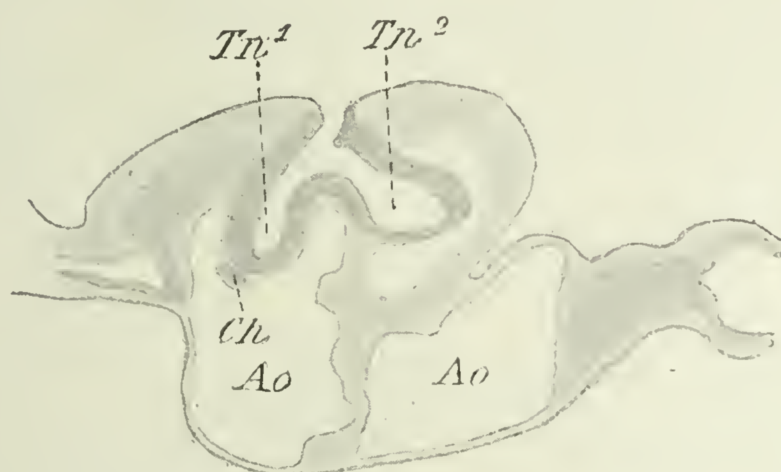


Fig. 8. — Coupe transversale passant par la région médullaire antérieure d'un embryon de 51 heures (21 septembre, d'). (Même grossissemment que précédemment.) *Tn*[1], *Tn*[2], gouttières nerveuses, prenant naissance aux dépens de la plaque médulaire; *Ch*, corde dorsale; *ao*, aortes.

a amené une dissociation du mésoderme protovertébral. Le tissu mésodermique placé entre les deux axes médullaires, a trouvé des conditions presque identiques à celles qu'il rencontre sur les côtés d'un tube nerveux normal. Il a poursuivi son évolution en lame musculaire. Mes observations concordent sur ces différents points avec celles de **Rabaud** et je me rallie entièrement à sa manière de voir sur la distinction à faire entre les formations dissociées ou *schistopoièse* et les formations surnuméraires ou *polygénèse*. Je désire encore attirer l'attention sur un cas très intéressant de dédoublement de l'axe médullaire dans la région voisine du bouton de Hensen.

Il s'agit d'un embryon de quarante-quatre heures dont la lame nerveuse, étalée dans la plus grande partie de l'embryon, présente de nombreux bourgeons dans les régions céphalique et médullaire antérieure. Non loin de l'extrémité caudale, les deux

bords de la lame nerveuse se creusent d'une cavité arrondie (figures 9 à 13). Il se forme ensuite deux tubes nerveux qui

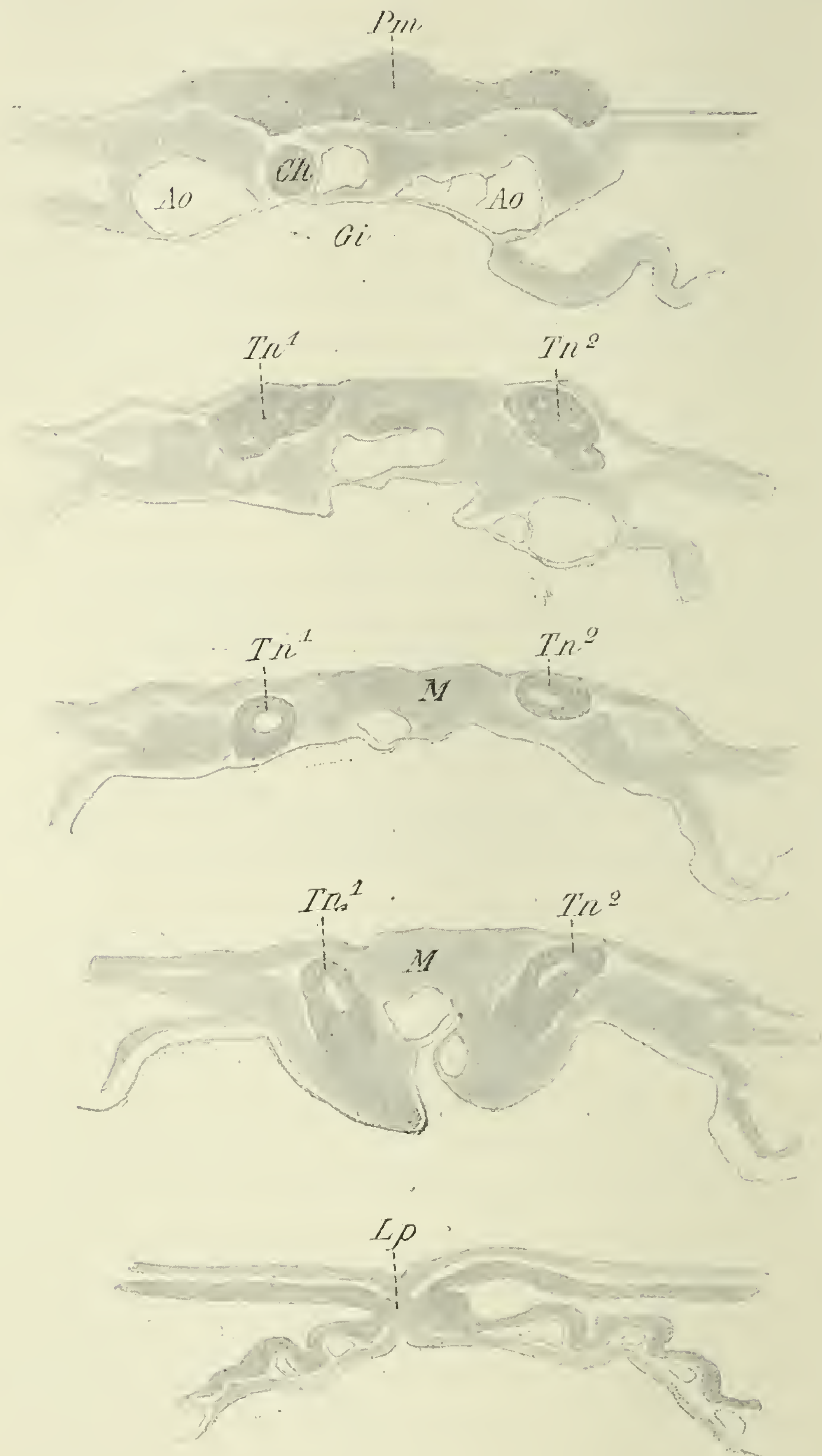


Fig. 9 à 13. — Coupes transversales passant par l'extrémité caudale d'un embryon de 41 h. (Vérick obj. 0. Reichert ocul. 1, demi-tirage du tube du microscope, chambre claire). *Pm*, plaque médullaire; *Ch*, corde dorsale; *Gi*, gouttière intestinale; *Ao*, aortes; *Tn*¹, *Tn*², tubes nerveux nés des bords de la plaque médullaire; *M*, masse cellulaire en dégénérescence indiquant la position qu'occupait le canal neurentérique. Cette masse cellulaire n'est pas recouverte par l'ectoderme. *Lp*, ligne primitive.

s'écartent l'un de l'autre, font saillie dans la gouttière digestive et donnent ainsi naissance à un début d'ourentérie. Chacun d'eux est entouré d'ectoderme, d'entoderme et de mésenchyme. De plus ils sont reliés entre eux sur la ligne médiane par une masse cellulaire qui unit l'ectoderme à l'entoderme. Cette masse cellulaire offre des phénomènes de dégénérescence et de fissuration qui indiquent, à ce stade, la position qu'occupait le canal neurentérique. Normalement il se forme une seule gouttière médullaire aussi bien au niveau du canal neurentérique que plus en avant. Après la fermeture du tube nerveux, c'est sur le plancher de la moelle que se trouve la dernière trace d'invagi-

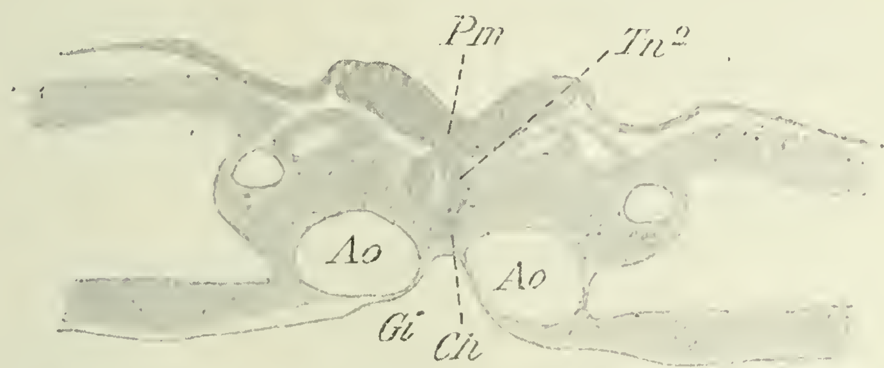


Fig. 14. — Coupe transversale passant par la région médullaire moyenne d'un embryon de 52 heures. Même grossissement que précédemment. *Pm*, plaque médullaire; *Tn*², tube nerveux formé par un dédoublement de la face profonde de cette plaque; *Ch*, corde dorsale; *Gi*, gouttière intestinale; *Ao*, aortes.

nation gastruléenne. Ici la portion la plus antérieure du bouton de Hensen s'est transformée, de chaque côté du canal neurentérique, en un tube nerveux. Ce n'est que plus en avant que s'est produit le raccord des deux tubes nerveux à la plaque médullaire. Dans ce cas particulier, j'admettrai donc que le dédoublement résulte des rapports de la partie la plus reculée de la plaque médullaire avec le canal neurentérique.

En arrière de cette région, on trouve les traces d'une seule ligne primitive. Il s'agit donc ici d'une formation dissociée, comme le pense **Rabaud**, et non d'un monstre splanchnodyme, comme l'admet **L. Blanc**.

Les dédoublements du tube nerveux suivant un plan frontal sont beaucoup plus rares. Je ne les ai jamais observés que dans la région médullaire. On a vu plus haut qu'ils se présentent quelquefois de la façon suivante : un tube nerveux d'aspect normal se constitue aux dépens de la partie profonde d'une

plaque nerveuse étalée sans que celle-ci se creuse en gouttière (figure 14). Je rapprocherai de cette catégorie des diverticules assez allongés, de forme cylindrique, orientés longitudinalement, nés sur le dos du tube nerveux.

Le bourgeonnement du tube nerveux peut donner naissance à une monstruosité signalée pour la première fois par Rabaud (17), l'ourentérie.

Dans ce type monstrueux l'extrémité caudale du système nerveux présente une situation intra-intestinale tout à fait analogue à celle de la partie antérieure du tube cérébral dans l'omphalocéphalie. Par un processus que Rabaud rapporte à une végétation désorientée, il se forme, près de l'extrémité postérieure du tube nerveux, un bourgeon dorso-ventral normal à l'axe longitudinal de l'ébauche médullaire. Ce bourgeon, dont l'épaisseur ne dépasse pas celle de la lame nerveuse, va de l'ectoderme à l'entoderme et refoule légèrement ce dernier feuillet. Dans les cas observés par Rabaud cette anomalie siège en avant de l'extrémité postérieure de la moelle. Elle ne peut donc être confondue avec une simple incurvation du tube médullaire. La corde dorsale ne dépasse pas la naissance du bourgeon nerveux et celui-ci ne fournit pas de ganglions. La corde dorsale, les vaisseaux, les canaux de Wolff et des prolongements de la cavité générale peuvent accompagner la végétation du tube nerveux.

J'ai observé 9 cas d'ourentérie à différents degrés. Trois seulement peuvent être attribués à un processus comparable à celui décrit par Rabaud. Voici la description du plus intéressant. Je l'ai observé sur un embryon de cinquante-deux heures dont le cerveau moyen et postérieur sont représentés par une lame médullaire régulièrement étalée.

En avant de la naissance des artères omphalo-mésentériques, un petit tube nerveux se forme, aux dépens d'un bourgeon de la partie profonde de la lame nerveuse. Celui-ci coexiste un certain temps avec la lame médullaire, offrant ainsi un exemple très net de dédoublement du système nerveux suivant un plan frontal. Ce tube nerveux augmente de calibre, s'ouvre dans une gouttière de la plaque nerveuse, puis se dédouble à son tour

par une constriction siégeant entre le tiers moyen et le tiers

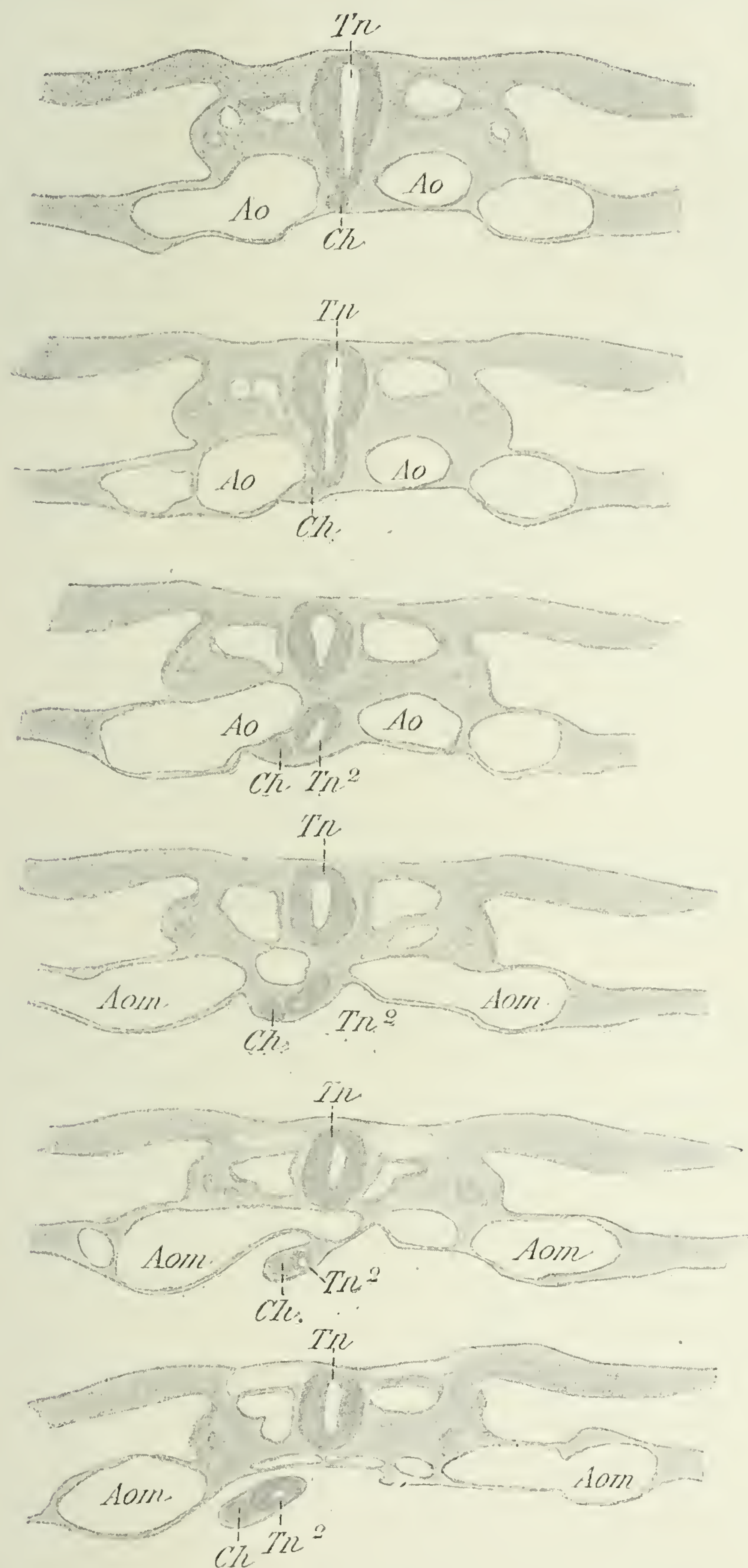


Fig. 15 à 20. — Coupes transversales passant près de l'origine des artères omphalo-mésentériques d'un embryon de 52 heures présentant de l'ourentérie médiane. *Tn*, tube nerveux principal; *Tn²*, tube nerveux ventral s'invaginant dans la cavité intestinale; *Ch*, corde dorsale; *Ao*, aortes; *Aom*, artères omphalo-mésentériques.

ventral (fig. 15 à 20). Le tube nerveux ainsi formé, sus-jacent à la corde dorsale, déprime l'entoderme et vient faire saillie d'une façon assez appréciable à l'intérieur même de la gouttière digestive. Il s'amincit ensuite et n'est bientôt plus représenté que par un étroit canal. A ce moment, la corde dorsale constitue la majeure partie du bourgeon recouvert d'entoderme digestif. En arrière de la région où siège cette anomalie, il n'y a pas trace de corde dorsale, et les aortes descendantes ont également disparu. L'extrémité postérieure de l'embryon est normale. J'ai appelé cette anomalie ourentérie antérieure ou médiane. Con-

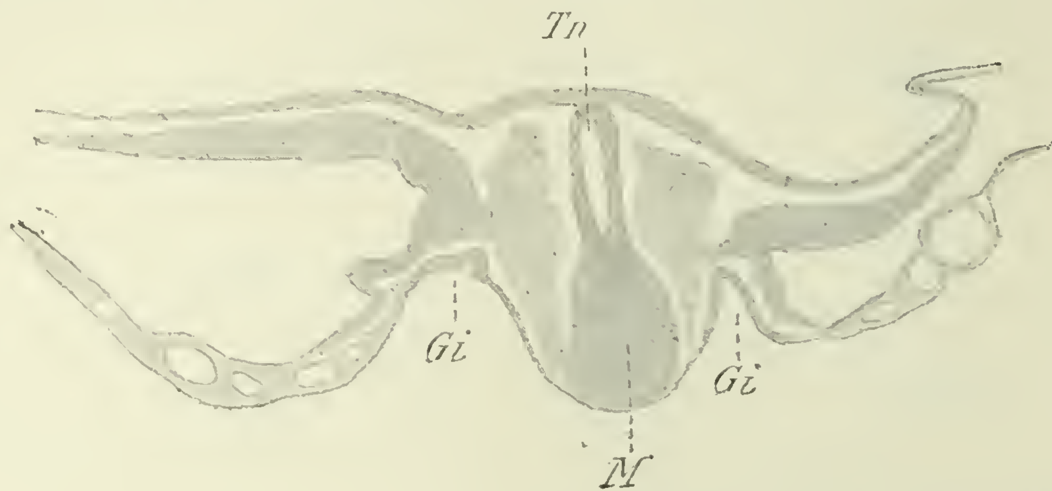


Fig. 21. — Coupe transversale passant par l'extrémité postérieure du tube nerveux d'un embryon de 41 heures. (Même grossissement que précédemment.) Le tube nerveux *Tn* et la masse du bouton de Hensen *M* commencent à s'invaginer à l'intérieur de la gouttière intestinale *Gi*, formant ainsi un début d'ourentérie postérieure.

trairement à ce que pense **Rabaud**, je crois qu'il faut voir dans ce phénomène un véritable dédoublement de l'ébauche médullaire. Ceci n'empêche pas l'existence d'une végétation désorientée, cette dernière n'étant que la cause du dédoublement local.

Mais le plus grand nombre de cas d'ourentérie que j'ai observés ne tire pas son origine d'un semblable processus. J'ai pu constater, très rarement il est vrai, qu'avant la formation de l'intestin caudal, le tube nerveux et la corde dorsale pouvaient s'enfoncer dans la cavité intestinale primitive (figure 21). Je crois que dans cette malformation il y a non pas, à proprement parler, néoformation comme dans les cas précédents, mais seulement interversion des phénomènes normaux. Le reploiement de la partie postérieure du tube nerveux, de la corde dorsale et du mésenchyme caudal s'est produit avant que l'intestin postérieur ait pris naissance. Lorsque ce dernier se formera, le

tubercule caudal qui fait déjà saillie sous l'entoderme sera inclus dans ce segment du tube digestif.

J'ai trouvé ainsi des embryons dont l'extrémité postérieure était parfaitement normale, mais présentait, outre le tube nerveux, une corde dorsale continue jusqu'à l'extrémité de l'ébauche médullaire. Les protovertèbres caudales étaient bien développées et les canaux de Wolff débouchaient à l'intérieur de l'intestin cloacal sur les côtés du relief formé par le tube nerveux et la corde dorsale. Le schéma de la figure 22 rend compte d'une telle disposition. Jamais, dans les cas semblables

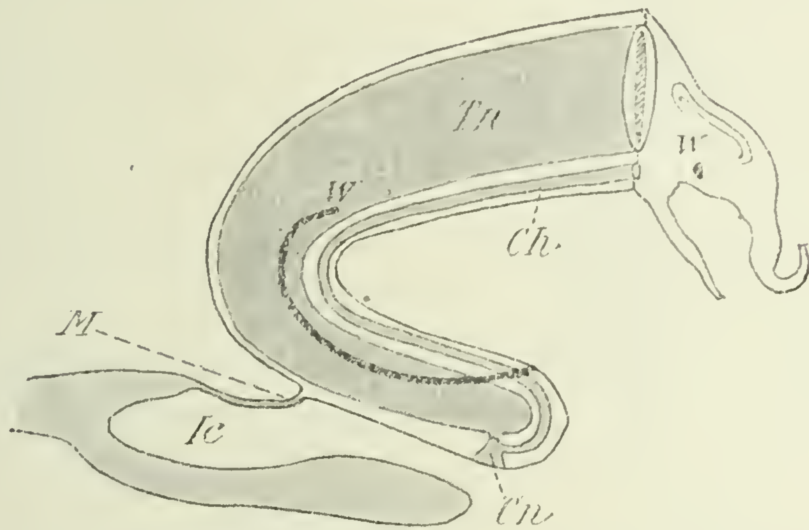


Fig. 22. — Schéma représentant un cas d'ourentérie postérieure. *Tn*, tube nerveux; *Ch*, corde dorsale; *Cn*, trace du canal neurentérique; *Ic*, intestin caudal; *M*, membrane anale; *W*, canal de Wolff.

à celui que je viens de décrire, je n'ai trouvé trace d'une autre portion de tube nerveux postérieur ou d'appendice caudal.

Je n'ai observé qu'un cas d'omphalocéphalie. On a vu, au début de ce chapitre sur les malformations du système nerveux, qu'une anomalie légère de la gouttière médullaire pouvait donner pareille monstruosité.

L'embryon omphalocéphale que j'ai recueilli (44 h., 28 juillet, nº 4) présente les particularités suivantes : le cœur proémine en avant de l'embryon, les vésicules oculaires sont rudimentaires et le cerveau antérieur plonge dans le tube digestif à une certaine distance de l'extrémité antérieure de ce dernier. A partir du cerveau postérieur, le tube nerveux se rapproche de la paroi dorsale de l'embryon et s'ouvre en une lame médullaire régulièrement étalée qui se continue jusqu'à l'extrémité caudale.

Enfin j'ai noté quelques cas de dilatation considérable du tube

nerveux sur des embryons où une région de l'ébauche du cerveau ou de la moelle, présentait des phénomènes de dégénérescence. Ce processus est une véritable liquéfaction des éléments cellulaires. Il est analogue aux hydropisies vasculaires qui accompagnent la dégénérescence des éléments sanguins.

Malformations des autres organes de l'embryon

a) Modifications de forme du corps de l'embryon correspondant à un étalement de la plaque nerveuse. — Ces modifications sont très légères dans la région médullaire et se caractérisent le plus souvent par un écartement plus ou moins accentué des plaques musculaires. Il n'en est pas de même dans la région céphalique, et l'étalement de la plaque médullaire s'accompagne le plus souvent de modifications du tube digestif ou de la corde dorsale. Le plus souvent, sur des embryons ainsi modifiés, le mésenchyme céphalique est très abondant. Il existe en outre une longueur exagérée de la gouttière hypocordale médiane du tube digestif. La crête hypocordale elle-même peut présenter un développement exagéré. L'abondance du mésenchyme allonge le trajet des fentes branchiales entodermiques; quelquefois même elles n'arrivent pas au contact de l'ectoderme. Quant à la corde dorsale, il n'est pas rare de la trouver fragmentée. Il n'est du reste pas possible de tirer de ces observations tératologiques des conclusions sur l'existence ou la non-existence d'une segmentation normale de cet organe. Les embryons à corde dorsale fragmentée présentent aussi quelquefois des bourgeons cylindriques, ayant l'apparence de la corde dorsale et venant se placer au-dessus d'elle ou contre ses fragments. Ces bourgeons se sont formés aux dépens de la plaque nerveuse.

b) Modifications dans la forme du corps de l'embryon résultant de l'atrophie ou du non-développement d'une portion du système nerveux. — Lorsque l'absence de développement s'est faite sur une partie peu étendue de l'axe cérébro-spinal, comme le cer-

veau antérieur, les déformations du corps sont peu importantes et le plus souvent compensées par le développement du mésenchyme. Dans les cas où l'atrophie de l'axe nerveux intéresse une très grande longueur, il se produit un véritable affaissement de la région médio-dorsale de l'embryon. Ainsi sur un embryon de soixante-huit heures (27 juillet, n° 5), on observe les faits suivants : les crêtes de Wolff font, de chaque côté de l'axe antéro-postérieur, une saillie considérable; le mésentère dorsal est très étroit et contient les deux aortes; au-dessus de ces dernières sont venus en contact les deux corps de Wolff; la corde dorsale est restée accolée au tube nerveux dont le diamètre ne dépasse pas celui du canal de Wolff. Le rapprochement des deux mésonéphros donne lieu à une anomalie assez curieuse : une anastomose transversale entre les deux canaux de Wolff, un peu avant leur terminaison dans la région caudale (Pl. III, fig. 4).

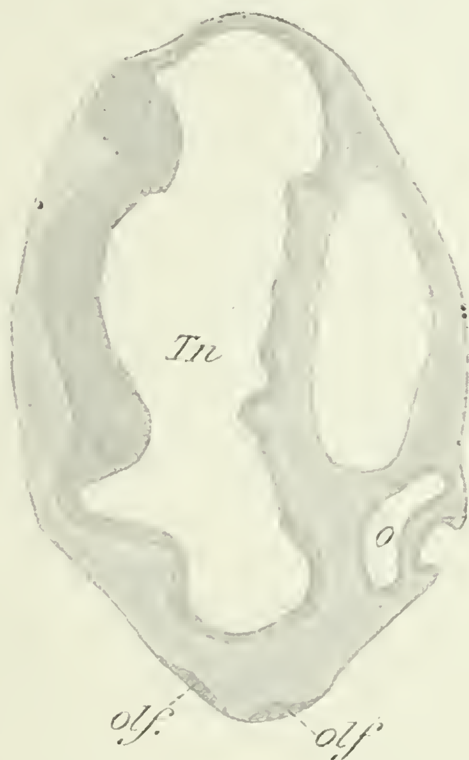


Fig. 23 — Coupe horizontale passant par le cerveau antérieur d'un embryon de 76 heures (30 septembre, m). (Vérick obj. 0. Reichert ocul. 4. chambre claire.) *Tn*, cerveau antérieur; *o*, ébauche oculaire gauche (la vésicule oculaire droite ne s'est pas développée). *olf*, champs olfactifs.

c) *Anomalies des principaux organes de l'embryon. — Tube digestif.* — On a vu plus haut les modifications produites par l'étalement de la plaque nerveuse au niveau du tube digestif. Je signale encore l'existence d'un diverticule situé sur le côté droit de l'ébauche pulmonaire droite d'un embryon de soixante-huit heures. Ce diverticule ne se met pas en rapport, comme les ébauches pulmonaires, avec la cavité cœlomique; on ne peut le considérer comme troisième ébauche pulmonaire ou comme lobule aberrant du poumon. Dans un cas où le système vasculaire présentait des phénomènes d'atrophie, j'ai noté l'absence de l'ébauche hépatique.

Vésicules auditives et fossettes olfactives. — Les seules malformations que j'ai observées sont ou des développements inégaux ou des absences de développement. **Rabaud** (29) prétend que les cas où une seule ébauche oculaire se développe, il n'y a

jamais qu'une fossette olfactive. Dans les cas d'absence d'une ébauche oculaire, les embryons que j'ai examinés possédaient soit deux fossettes olfactives, soit deux épaississements ectodermiques répondant aux champs olfactifs de His (fig. 23).

Corde dorsale. — La corde dorsale peut manquer dans les cas d'étalement de la plaque médullaire. J'ai observé une fois un tube cloisonné irrégulièrement qui occupait la place de la corde dorsale au-dessous du tube nerveux.

Protovertèbres et plaques musculaires. — La cavité des protovertèbres peut être très dilatée et donner à ces formations un aspect kystique. Dans les cas de dédoublement du tube nerveux suivant un plan sagittal, on observe des plaques musculaires surnuméraires.

Système vasculaire. — Le cœur des embryons monstrueux ne présentait jamais d'anomalies très importantes; je n'ai jamais vu d'inversion de la torsion cardiaque; les différentes monstruosités de la région cérébrale produisent seulement des modifications de forme de l'anse cardiaque que je ne me propose pas d'étudier ici. J'ai pu constater des signes d'atrophie cardiaque sur quelques embryons dont une ou plusieurs parties commençaient à dégénérer. Ils se manifestaient par un développement exagéré de tissu mésenchymateux entre le tube endocardique et le tube myocardique. Quant aux vaisseaux intra-embryonnaires, il n'est pas très rare d'y rencontrer une véritable hydropisie. Très souvent, cette hydropisie des vaisseaux de l'embryon coïncidait avec des arrêts de développement de certaines portions de l'aire vasculaire. J'ai observé l'atrésie de l'aorte descendante droite et l'oblitération de l'aorte descendante gauche au niveau de l'*aditus anterior* (embryon de 51 h., N). Je signalerai enfin l'atrophie des vaisseaux aortiques d'un côté de la tête avec malformation inverse dans la région postérieure de l'embryon.

Amnios et allantoïde. — Il ne semble pas y avoir de rapport entre les diverses malformations du système nerveux décrites plus haut et l'ouverture ou la fermeture des replis amniotiques. Le sac amniotique d'embryons normaux issus d'œufs piqués n'a pas toujours un développement correspondant à l'âge de l'embryon. Cet arrêt de développement des replis amniotiques

s'observe fréquemment sur les embryons couchés sur le côté droit. Une fois seulement, la paroi dorsale de la tête de l'embryon adhérait à l'amnios, au niveau de la suture des replis amniotiques.

L'allantoïde existe toujours quand l'embryon a atteint un développement suffisant. Dans les cas d'ourentérie, cet organe n'est pas dilaté.

Éventration de la membrane vitelline. — L'éventration de la membrane vitelline est une anomalie assez rare. Il m'est impossible de dire s'il faut mettre cette anomalie sur le compte de la piqûre.

En tous cas cette rupture de l'enveloppe primaire de l'œuf ne paraissait avoir exercé aucune influence, ni sur l'évolution de l'aire vasculaire, ni sur la formation de l'embryon. Le blastoderme faisait une hernie assez volumineuse par l'ouverture circulaire de la membrane vitelline; au sommet de la vésicule ainsi formée s'était développé un embryon dont le système nerveux était anormal.

Blastoderme sans embryon. — Dans tous les cas observés il n'y avait aucune trace d'aire vasculaire. Dareste (2) a signalé ce fait.

De semblables germes peuvent vivre plusieurs jours en s'étendant autour du vitellus. Je n'ai pas eu l'occasion de suivre longtemps leur développement. Je signalerai seulement deux cas assez intéressants (11 août, n°s 12 et 13). La piqûre avait été faite au point le plus élevé de l'œuf et correspondait au centre même du germe. Une forte adhérence s'était faite au niveau de la piqûre et avait eu pour résultat immédiat l'absence de formation de l'embryon. Le blastoderme était assez étendu, circulaire, et formé seulement de deux feuillets extrêmement minces, l'ectoderme et l'entoderme.

Un arrêt de développement provoqué dans la région embryonnaire du germe ne s'oppose donc pas fatalement à l'existence du blastoderme.

J'aurais voulu, en terminant l'étude de ces expériences que j'espère pouvoir continuer plus tard, indiquer de quelle nature

peut être l'influence tératogène de la piqûre des enveloppes secondaires de l'œuf.

On a vu qu'en ce qui concerne l'aire vasculaire, tout se passe comme si la piqûre produisait une légère augmentation de pression au-dessus d'elle.

On ne connaît pour ainsi dire rien sur les rapports trophiques des enveloppes de l'œuf et du germe. Il semble que la coquille, dont la dureté varie suivant les Oiseaux, soit un simple moyen de défense vis-à-vis des causes mécaniques qui peuvent altérer l'œuf. **Loisel** (13) fait remarquer qu'elle présente une dureté beaucoup plus grande chez les Oiseaux qui pondent à terre que chez ceux qui font un nid. **Schrohe** (22) a montré que des fêlures, ou l'arrachement de petits morceaux de la coquille d'œufs de Poule, sans lésion de la membrane coquillière, n'arrêtent pas le développement de l'embryon.

Ce fait a été contrôlé par mes expériences.

Loisel dit aussi que des piqûres de la membrane vitelline des œufs de Poisson, de Batracien et d'Oiseau ne paraissent guère troubler l'évolution ultérieure de ces œufs. En ce qui concerne les Oiseaux, je fais de sérieuses restrictions.

On a pu remarquer, dans le cours de ce travail, que les lésions de la membrane coquillière ont une très grande influence tératogénique. Pour que celle-ci se fasse sentir, point n'est besoin qu'il y ait rupture de l'enveloppe, il suffit quelquefois d'une simple boursouflure du côté interne de l'œuf. Je serais tenté de comparer la membrane coquillière à la paroi interne d'un vaisseau, dont la moindre lésion peut produire des troubles considérables du liquide qu'il contient.

La piqûre de l'albumine seule paraît aussi avoir son importance. Comment concilier les résultats que j'ai obtenus à ce point de vue avec ceux d'expérimentateurs tels que **Féré** et **Loisel**, qui ont pu obtenir, *in vitro*, le développement d'embryons de Poule. Il est possible que, dans des cas heureux, il n'y ait pas de lésion profonde de l'albumine, mais simplement glissement de ses strates les plus superficiels. J'ajouterai que leurs expériences n'ont donné d'embryon normaux que dans un petit

nombre de cas et que la piqûre de l'œuf ne donne pas toujours des embryons monstrueux.

Quoi qu'il en soit, il est bien difficile de dire si la lésion de la membrane coquillière et de l'albumine agit d'une façon purement mécanique, ou si elle modifie plus ou moins profondément un rôle trophique possible de ces membranes vis-à-vis de l'embryon. Dans toute expérience où on cherchera à modifier ce milieu extérieur au germe, il sera nécessaire de prouver par des statistiques comme celles de **Féré** que la lésion produite dans la coquille n'est pas capable d'entraîner un trouble dans l'évolution de l'embryon.

Même il y a là autre chose qu'un milieu extérieur au germe. Il est permis de dire que l'embryon se constitue à la limite de deux liquides : l'albumine et le vitellus de nutrition. Il est en rapport avec le premier par l'ectoderme : mes expériences ont montré qu'un trouble apporté dans l'albumen peut réagir d'une façon spécifique sur la première partie différenciée de cet ectoderme, le système nerveux central.

Si l'on vient à troubler le liquide où se constitue un cristal, ou bien la cristallisation est arrêtée et l'on obtient un avorton de cristal, un cristallite; ou bien elle est troublée. Dans ce dernier cas, de nouveaux dépôts se surajoutent aux premiers formés et donnent à l'ensemble un aspect irrégulier et souvent énigmatique. Cette comparaison des phénomènes cristallographiques avec les phénomènes tératogéniques a déjà été faite. Je la reproduis ici parce qu'elle semble s'adapter particulièrement bien à mes expériences.

L'albumen me paraît être le liquide où évolue l'ébauche nerveuse; les troubles qu'il subit retentissent sur le solide qui s'y forme, l'axe cérébro-spinal. Il paraît en tous cas naturel que l'influence de la lésion des enveloppes secondaires se fasse sentir tout d'abord sur les formations différenciées de l'ectoderme. Le mésoderme et l'entoderme, plus éloignés, peuvent mieux résister à l'action tératogène.

En résumé, l'œuf de Poule, et probablement celui des autres Oiseaux, me paraît être un véritable organisme dont toutes les parties ont une importance, car des lésions en apparence

insignifiantes peuvent modifier plus ou moins profondément l'évolution de l'embryon. Il y a là toute une série de phénomènes biologiques à peine connus à étudier; trop heureux si, par mes expériences, j'ai pu attirer l'attention sur ce sujet particulièrement intéressant.

Conclusions générales.

1° Toute lésion ou déformation de la membrane coquillière correspondant au blastoderme est susceptible de produire une adhérence entre la membrane vitelline et la membrane coquillière. L'adhérence se fait par l'intermédiaire d'une mince couche d'albumine. Elle est caractérisée par l'absence d'éléments blastodermiques à son niveau. Son influence sur le développement de l'embryon pendant les premiers jours de l'incubation est nulle ou tout à fait secondaire.

2° La piqûre des enveloppes secondaires de l'œuf, faite dans le voisinage du germe, a une action tératogène très puissante sur l'embryon et sur ses annexes. Elle produit aussi un grand nombre d'arrêts de développement et de déviations de l'embryon.

3° Les piqûres faites au voisinage de la grosse et de la petite extrémité de l'œuf donnent des résultats identiques.

4° La rupture de la coquille de l'œuf n'est susceptible de troubler le développement du germe que si elle s'accompagne de modifications de la membrane coquillière.

5° La rupture de la coquille et de la membrane coquillière s'accompagne de modifications profondes du développement de l'embryon et de ses annexes.

6° La piqûre de l'albumine dans le voisinage du germe a une puissance tératogène moins considérable que la lésion des trois enveloppes à ce niveau.

7° L'action tératogène de la piqûre se traduit du côté de l'embryon par des malformations du système nerveux central. Cette action peut être considérée comme spécifique.

8° L'éventration de la membrane vitelline avec hernie du blastoderme n'empêche pas le développement de l'embryon et de ses annexes.

9° Une adhérence entre le centre du blastoderme et la membrane coquillière peut empêcher l'apparition d'un embryon sans arrêter l'extension du blastoderme autour du vitellus.

Conclusions relatives a l'aire vasculaire et aux déviations de l'embryon.

1° Les arrêts de développement de l'aire vasculaire, l'absence de formation de vaisseaux par transformation des cordons sanguins primitifs, coïncident avec une atrophie de l'embryon suivie de dégénérescence.

2° L'embryon peut se développer un certain temps lorsque les transformations en vaisseaux et en globules sanguins se font incomplètement dans l'aire vasculaire.

3° Lorsque les cordons sanguins voisins de l'embryon ne se transforment pas en vaisseaux, l'embryon se désagrège rapidement.

4° Un embryon dont les vaisseaux renferment peu de globules sanguins peut se développer normalement et vivre un certain temps, même si l'aire vasculaire renferme très peu de vaisseaux et pas de cordons sanguins.

5° La piqûre produit le plus souvent une encoche au niveau de l'aire vasculaire.

6° Une distribution normale des vaisseaux vitellins peut coïncider avec une encoche profonde de l'aire vasculaire.

7° L'atrophie d'un des principaux vaisseaux vitellins ne paraît pas être en rapport direct et constant avec la position de l'encoche.

8° Dans quelques cas de déformation du bord de l'aire vasculaire on constate des vaisseaux surnuméraires afférents au sinus terminal.

9° Le nombre et la distribution des vaisseaux vitellins peu-

vent présenter des variations considérables. Celles-ci ne sont pas forcément accompagnées de déformations de l'aire vasculaire.

10° Il peut se produire l'atrophie d'une région de l'aire vasculaire et un excès de développement des régions opposées sans que la forme de l'aire vasculaire soit modifiée.

11° Les modifications même très considérables de la forme de l'aire vasculaire n'ont aucune action sur l'évolution de l'embryon. Elles n'ont jamais coïncidé avec l'hétérotaxie.

12° Le plus grand nombre de déviations de l'embryon peut être attribué à la mobilité du jaune à l'intérieur de l'albumen.

13° Il est possible qu'une déviation de l'embryon se produise sur une aire vasculaire non déviée.

Conclusions relatives aux malformations du système nerveux central.

1° Il y a un certain rapport entre la position de la piqûre des enveloppes de l'œuf et les régions du système nerveux central où la soudure des lèvres de la gouttière médullaire ne s'est pas faite.

2° Une plaque nerveuse étalée peut donner naissance à un tube nerveux par des processus secondaires (invagination ou clivage).

3° Un tube nerveux fermé peut se transformer en une plaque médullaire étalée par des phénomènes de dégénérescence intéressant le toit du tube nerveux.

4° Des portions d'un tube nerveux de forme normale peuvent rester rudimentaires (cerveau antérieur, moelle).

5° Certaines parties de l'ectoderme embryonnaire peuvent ne pas subir la différenciation en ébauche du système nerveux central.

6° L'invagination longitudinale de la plaque cérébrale (considérée comme invagination optique longitudinale), me paraît

avoir la valeur d'un cerveau intermédiaire total ou partiel formé secondairement.

7° Les phénomènes de cloisonnement du tube nerveux sont très fréquents dans les embryons que j'ai étudiés. Ils sont surtout localisés à la partie moyenne de l'ébauche médullaire. Cette région paraît être un *locus minoris resistentiæ* du système nerveux central vis-à-vis de la lésion tératogène.

8° Il se forme très fréquemment des bourgeons pleins ou creux au niveau de la paroi externe du tube nerveux, ou interne de la plaque médullaire. Ils occupent dans quelques cas la situation d'ébauches épiphysaires sans qu'il me paraisse possible de les homologuer à des épiphyses.

9° La présence de bourgeons dans la région médullaire du tube nerveux s'accompagne d'une diminution du calibre de ce tube.

10° L'ébauche du système nerveux central peut être le siège de phénomènes de dédoublement.

11° Deux gouttières nerveuses peuvent se constituer aux dépens d'une plaque médullaire. Les deux bords de celle-ci peuvent donner naissance par bourgeonnement à deux tubes nerveux qui s'écartent l'un de l'autre. Dans les deux cas ces phénomènes de dédoublement se font suivant un plan sagittal.

12° Les dédoublements du tube nerveux suivant un plan frontal sont plus rares que les précédents. Ils sont susceptibles de donner naissance à une invagination du tube nerveux ventral dans le tube digestif.

13° J'ai nommé cette dernière anomalie ourentérie médiane. Elle ne répond pas à tous les cas d'invagination du tube nerveux dans la cavité intestinale.

14° Les cas d'ourentérie postérieure dans lesquels le tube nerveux entraîne avec lui l'extrémité caudale du canal de Wolff, sont dus à l'interversion des phénomènes normaux. Le reploiement de l'extrémité caudale du tube nerveux s'est fait avant la formation de l'intestin postérieur.

15° L'étalement persistant de la plaque nerveuse coïncide avec quelques modifications des autres organes : abondance du mésenchyme céphalique, allongement des poches branchiales

entodermiques, hypertrophie de la crête et de la gouttière hypocordales. La corde dorsale est fréquemment fragmentée et des bourgeons partis de la face inférieure du tube nerveux s'interposent quelquefois entre ses fragments.

16° Lorsqu'une partie peu étendue de l'axe cérébro-spinal fait complètement défaut, les déformations du corps de l'embryon sont peu importantes et le plus souvent compensées par le développement du mésenchyme.

17° Lorsque l'axe nerveux est atrophié sur une grande longueur, il se fait un affaissement de la région médio-dorsale de l'embryon. Un rapprochement entre les deux mésonéphros est ainsi rendu possible.

Index bibliographique.

1. L. Blanc. — Les monstres doubles splanchnodymes. *Soc. linnéenne*, Lyon, 1896.

2. Dareste. — Recherches sur la production des monstruosités par les secousses imprimées aux œufs de Poule. *C. R. Acad. Sc.*, t. XCVI, 1883.

3. Dareste. — Recherches sur la production artificielle des monstruosités, 2e édit. Paris, Reinwald, 1892.

4. M. Duval. — Atlas d'embryologie, 1889. Paris, Masson.

5. Ch. Féré — Note sur la résistance de l'embryon de Poulet aux traumatismes de l'œuf. *Journ. Anat. et Phys.*, 1897.

6. Ch. Féré — Tératogénie expérimentale et pathologie générale *Cinquantenaire de la Soc. de Biol.*, *Vol. jubil.* 1899.

7. Ch. Féré — Note sur la multiplicité des causes des variations de l'orientation de l'embryon de Poulet. *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, année XXXVI, 1900.

8. Ch. Féré. — Remarques sur l'incubation des œufs de Poule privés de leur coquille. *Compt. rend. Soc. Biol.*, n° 23, 1900.

9. Fubini. — Influence du curare sur le développement de l'embryon du Poussin. *Archiv. ital. de biol.*, t. XV, fasc. 1, 1891.

10. W. A. Locy. — The optic vesicles of Elasmobranchs and their serial relations to other structures on the cephalic plate. *Journ. of morphology*, Bd IX, 1894.

11. W. A. Locy. — Contribution to the structure and development of the Vertebrate head. *Journ. of morphology*, Bd XI, 1895.

12. Loisel. — Incubation des œufs de Poule retirés de leur coque. *Comp. rend. Soc. Biol.*, 16 juin 1900.

13. Loisel. — La défense de l'œuf. *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, 36e année, 1900.

14. Loisel. — Développement d'ovules de Poule incubés dans de l'albumine de Canard. *Comp. rend. Soc. biol.*, 28 juillet 1900.

15. Pouchet et Beauregard. — Note sur le développement d'œuf à l'albumine desquels on a ajouté 50 centigr. de sucre cristallisé. *Gaz. méd. de Paris*, n° 30, 1877.

16. E. Rabaud. — Embryologie des Poulets omphalocéphales. *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, 34e année, 1898.

17. E. Rabaud. — Étude embryologique de l'ourentérie et de la cordentérie, types monstrueux nouveaux se rattachant à l'omphalocéphalie. *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, 38e année, 1900.

18. E. Rabaud. — Le déterminisme expérimental et l'individualité du germe. *Revue de l'École d'anthropologie de Paris*, n° 12, 1901.

19. E. Rabaud. — Recherches embryologiques sur les cyclocéphaliens. *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, 37e et 38e années, 1901-1902.

20. E. Rabaud. — Un cas de dédoublement observé chez l'embryon. *Bibliographie anatomique*, t. XI, 1902.

21. G. Saint-Remy. — Ébauches épiphysaires et paraphysaires paires chez un embryon de Poulet monstrueux. *Bibliographie anatomique*, 1897.

22. Schrohe. — Einfluss mechanischer Verletzungen auf die Entwickelung des Embryo im Huhnerei. *Dissertation*, Giessen, 1862.

23. Schüller. — Epithelien auf der Innenfläche der Schalenhaut des Hühnereies. *Anat. Anz.*, Bd XVI, 1899.

24. Warynski et Fol. — Recherches expérimentales sur la cause de quelques monstruosités simples et de divers processus embryogéniques. *Recueil zool. suisse*, 1883, t. I.

Explication des Planches.

(Le signe + figuré sur les planches indique la position de la piqûre des enveloppes de l'œuf.)

Planche I.

Fig. 1. — Embryon atrophique de 75 heures (8 août, n° 1). Grossissement, deux diamètres. Le bord postérieur de l'aire vasculaire est échancré. Les îles de sang ont persisté en arrière de l'embryon; elles se sont transformées en petits vaisseaux en avant de lui.

Fig. 2. — Embryon de 93 heures (11 août, n° 8). L'échancrure de l'aire vasculaire est située dans la même région que la précédente, mais la disposition des îles de sang et des vaisseaux est inverse.

Fig. 3. — Embryon de 63 heures (12 septembre, d). Grossissement, deux diamètres. Déformation du bord droit de l'aire vasculaire sans anomalie dans le cours des vaisseaux.

Fig. 4. — Embryon de 50 heures. Grossissement, deux diamètres. Distribution et ramification particulières des artères omphalo-mésentériques dans un cas d'allongement antéro-postérieur et de rétrécissement transversal de l'aire vasculaire.

Fig. 5. — Embryon de 76 heures (4 octobre, n° 5). Grossissement, deux diamètres. Aire vasculaire sans îlots sanguins et sans trace de vaisseaux à l'œil nu. L'aire vasculaire est limitée par une ligne sombre qui correspond au sinus terminal. Un réseau vasculaire extrêmement fin apparaît à un assez fort grossissement de la loupe. (Les dimensions de ce réseau sont exagérées sur la figure afin de le rendre visible.)

Fig. 6. — Embryon de 93 heures. Grossissement, deux diamètres. Le contour de l'aire vasculaire est irrégulier. Les îlots sanguins ne se sont transformés en vaisseaux que dans la zone centrale.

Fig. 7. — Embryon de 43 heures (10 juillet, n° 1). Grossissement, deux diamètres. Encoche très profonde sur le bord gauche de l'aire vasculaire. Pas d'anomalies dans la distribution des vaisseaux.

Fig. 8. — Embryon de 76 heures (14 septembre, n° 3). Grossissement, deux diamètres. L'artère omphalo-mésentérique droite irrigue le tiers antérieur gauche et le coté droit de l'aire vasculaire. Encoche profonde sur le bord antérieur de l'aire vasculaire.

Fig. 9. — Embryon de 76 heures (30 septembre, S. a., n° 2). Grossissement, deux diamètres. La veine vitelline antérieure gauche existe seule et ses branches d'origine sont très nombreuses. L'artère omphalo-mésentérique droite se ramifie dans les deux moitiés de l'aire vasculaire.

Fig. 2.

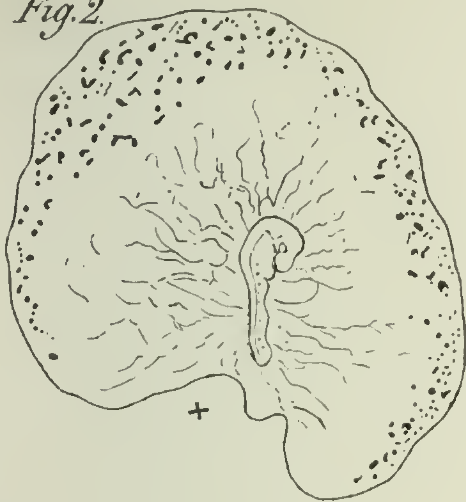


Fig. 1.



Fig. 4.

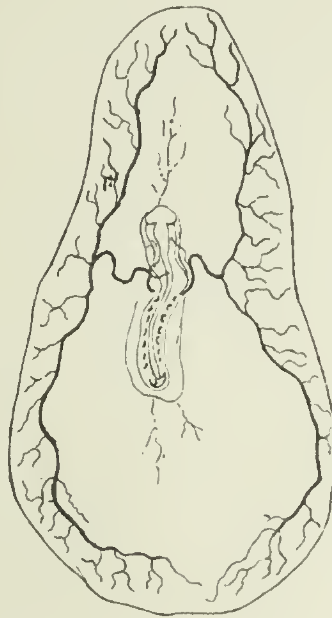


Fig. 3.

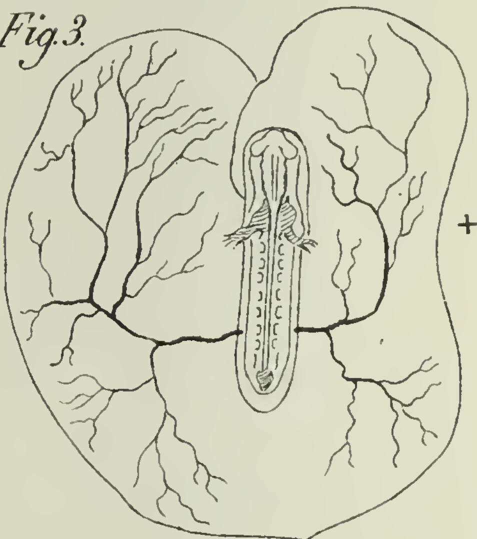


Fig. 5.

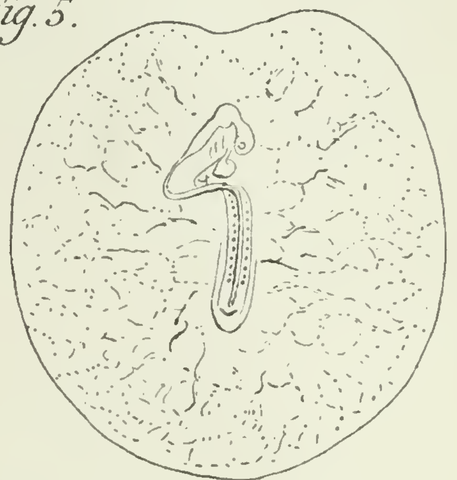


Fig. 7.

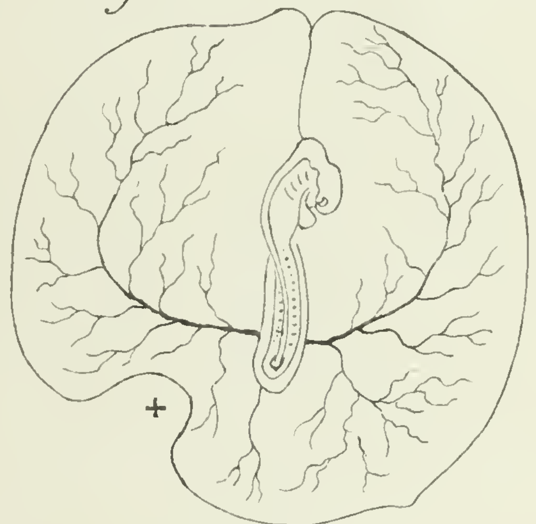


Fig. 6.

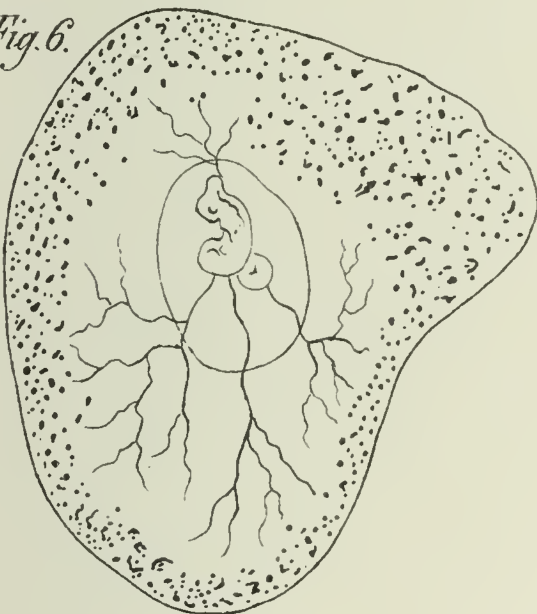
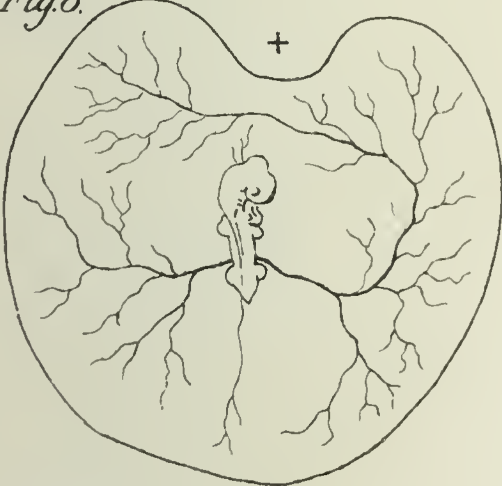


Fig. 9.

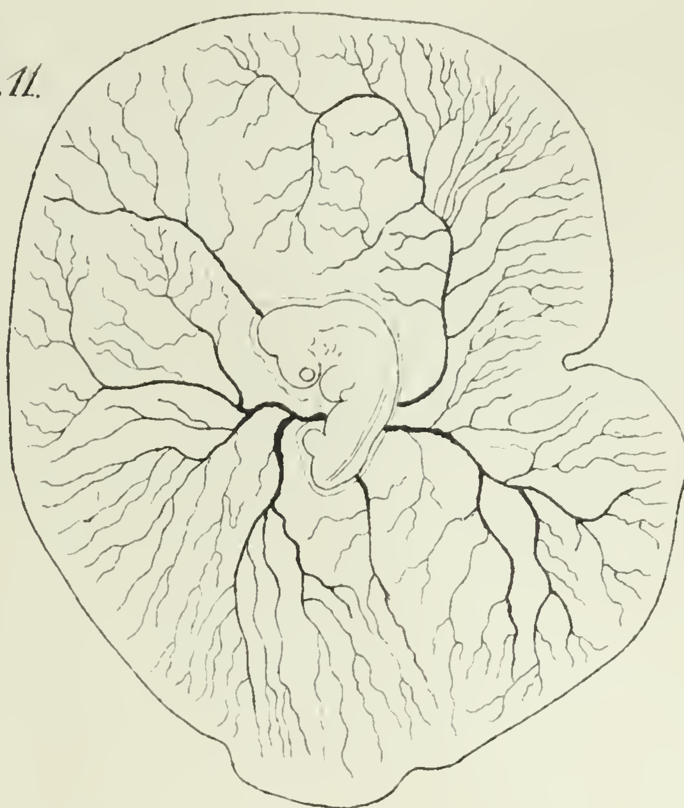


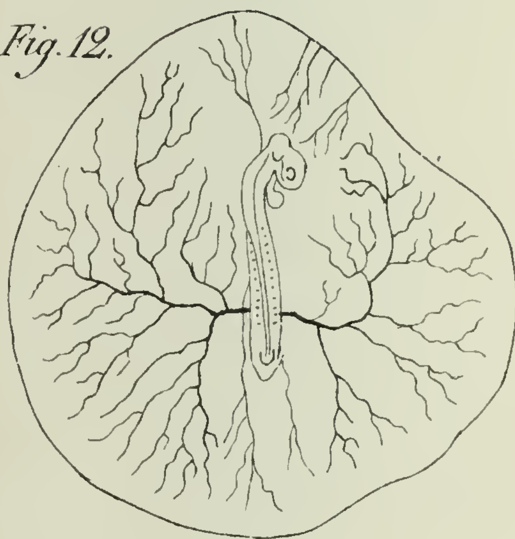
Fig. 8.

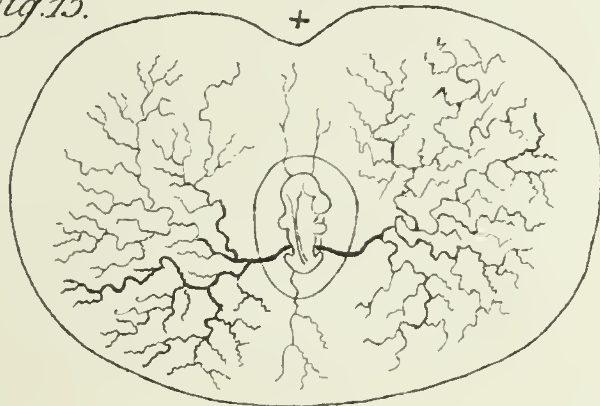


H. A. Weber, del. Masson et C.ie, éditeurs O. Cassas, lith.
Imp. L. Lafontaine, Paris.


Fig. 10.


Fig. 11.


Fig. 12.


Fig. 13.

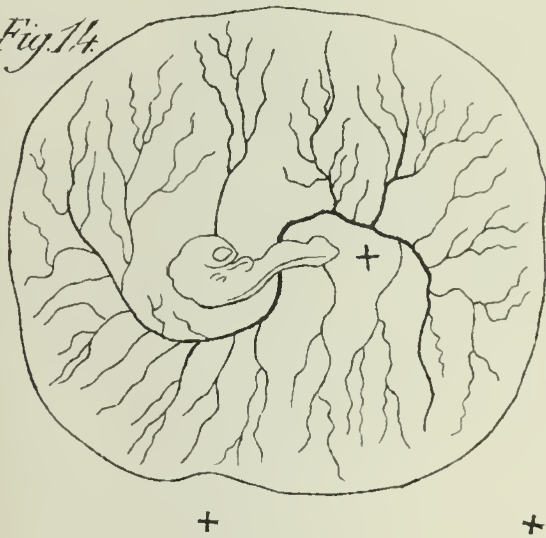
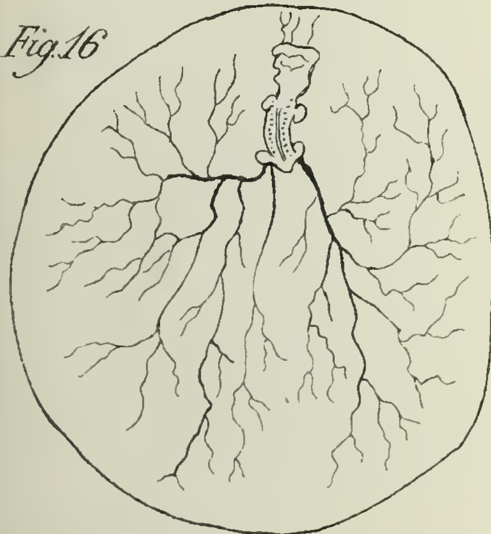
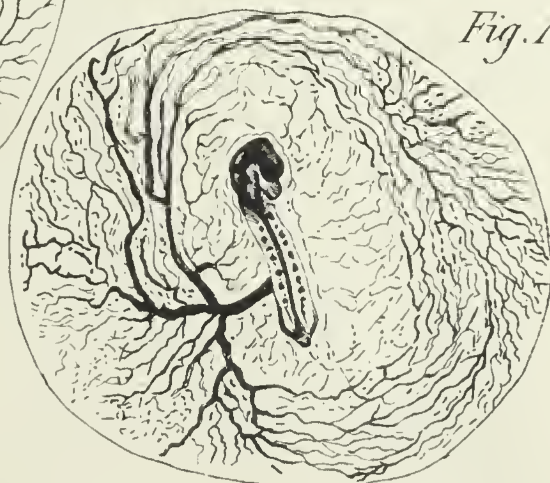

Fig. 14.


Fig. 15.


Fig. 17.


Fig. 16


Fig. 18.

H. A. Weber, del. Masson et Cie, éditeurs. o. Cassas, lith.

Imp. I. Lafontaine, Paris



Fig. 1.

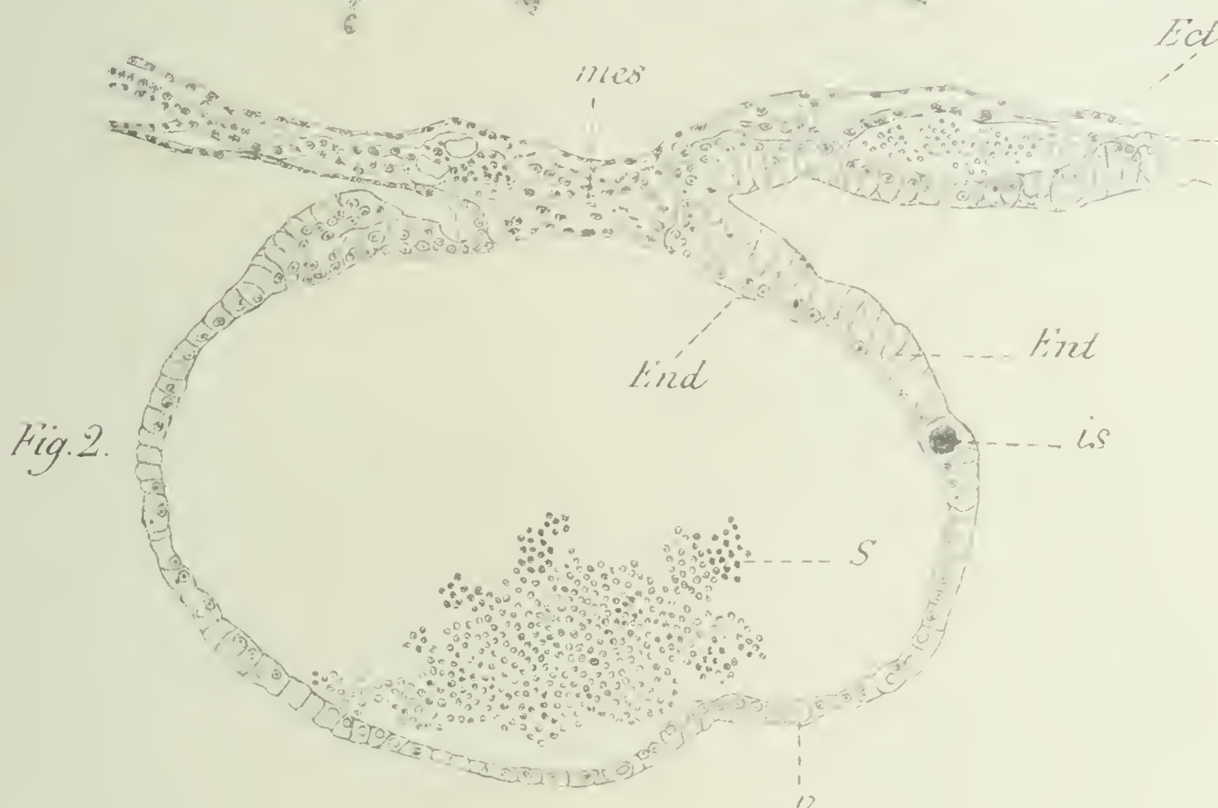


Fig. 2.

Fig. 3.



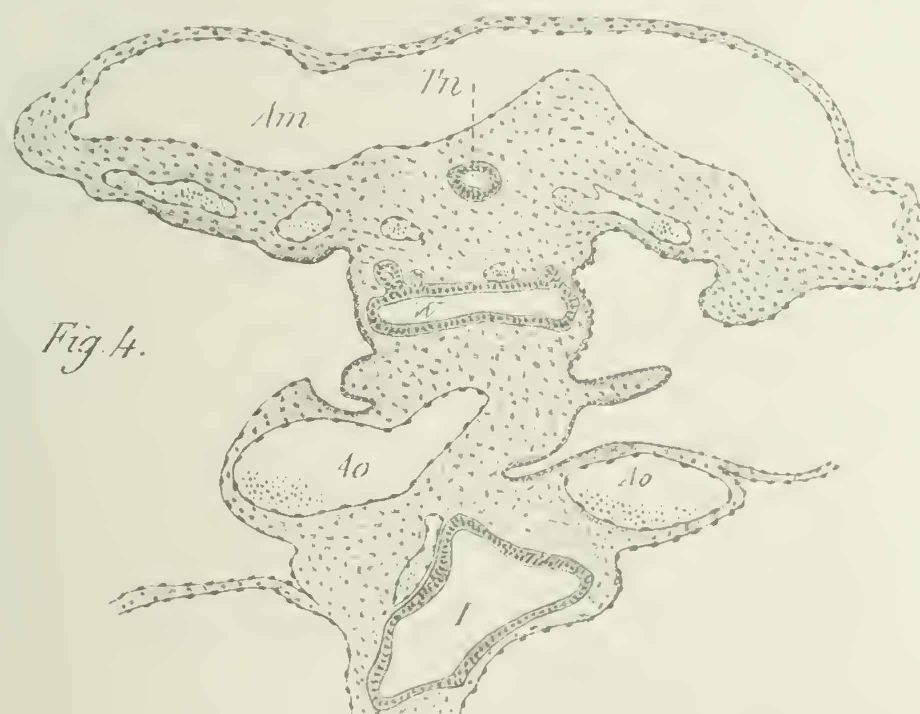


Fig. 4.

H. A. Weber, del. Masson et Cie, éditeurs. Cassas, lith.
Imp. L. Lafontaine, Paris.

Planche II.

Fig. 10. — Embryon de 75 heures (8 août, n° 2). Grossissement, quatre diamètres. Anévrysmes dans le territoire de la veine vitelline antérieure gauche.

Fig. 11. — Embryon de 72 heures (g^1). Grossissement, deux diamètres. Dédoublement du tronc de l'artère omphalo-mésentérique droite.

Fig. 12. — Embryon de 52 heures (U). Grossissement, deux diamètres. Vaisseaux afférents du sinus terminal développés au niveau d'une dépression du bord droit de l'aire vasculaire.

Fig. 13. — Embryon de 68 heures (27 juillet, n° 4). Grossissement, deux diamètres. Les ramifications des artères omphalo-mésentériques rappellent les dendrites des cellules nerveuses moussues.

Fig. 14. — Embryon de 67 heures (I). Grossissement, deux diamètres. Dévié de 98° à gauche, sans modifications dans la position des vaisseaux et de l'aire vasculaire.

Fig. 15. — Embryon de 75 heures (8 avril, n° 2). Grossissement, deux diamètres. Anévrysmes dans la portion d'aire vasculaire qui ne reçoit pas de ramifications de l'artère omphalo-mésentérique droite.

Fig. 16. — Embryon de 68 heures (27 juillet, n° 1). Grossissement, deux diamètres. L'aire vasculaire n'est pas déformée. En réalité, il y a atrophie de sa région antérieure et excès de développement de toute la région située en arrière de l'embryon où se ramifient les artères omphalo-mésentériques.

Fig. 17. — Embryon de 44 heures (22 juillet, n° 1). Grossissement, deux diamètres. Vu par sa face inférieure. L'embryon se couche sur le côté droit. Artère omphalo-mésentérique droite rudimentaire. Le côté droit de l'aire vasculaire est largement échancré.

Fig. 18. — Embryon de 76 heures (4 octobre, n° 3). Grossissement, deux diamètres. Pas de déformation de l'aire vasculaire. Absence de l'artère omphalo-mésentérique droite; la gauche se distribue des deux côtés de l'aire vasculaire.

Planche III.

Fig. 1. — Coupe verticale passant par une adhérence entre la membrane vitelline et la membrane coquillière (embryon âgé de 3 à 4 jours). Coloration : safranine et vert lumière. Vérick obj. 0, Reichert ocul. 4, chambre claire. — *Mc*, membrane coquillière; *mv*, membrane vitelline; *a*, albumen; *v*, vitellus; *c*, cavité où avait coulé une goutte de paraffine.

Fig. 2. — Kyste sanguin à la face inférieure du blastoderme. Coloration au carmin alcoolique de Mayer. Vérick obj. 0, Reichert ocul. 4, demi-tirage du tube du microscope, chambre claire. — *Ect*, ectoderme; *ent*, entoderme; *mes*, mésoderme; *s*, éléments sanguins; *is*, îlots sanguins; *v*, vacuole intra-épithéliale; *end*, cellules endothéliales.

FIG. 3. — Coupe du blastoderme d'un embryon de 76 heures dont l'aire vasculaire ne renferme que des vaisseaux rares et petits. — *Ect*, ectoderme; *ent*, entoderme; *mes*, mesoderme; *v*, vaisseau.

FIG. 4. — Coupe transversale passant par la région médullaire moyenne d'un embryon de 68 heures. Vérick obj. 0, Reichert ocul. 4. — *Am*, cavité amniotique; *tu*, tube nerveux; *W*, anastomose transversale entre les deux canaux de Wolff; *Ao*, aortes; *I*, tube digestif. Au niveau de la région intéressée par la coupe, il y a une interruption de la corde dorsale.

RECHERCHES SUR L'OOGENÈSE

ET SUR LA STRUCTURE ET LA SIGNIFICATION

DU NOYAU VITELLIN DE BALBIANI CHEZ LES OISEAUX

Par le Dr F. D'HOLLANDER

(*Travail du laboratoire d'histologie et d'embryologie de l'Université de Gand*[1]).

PLANCHES IV-V-VI.

INTRODUCTION.

Dans ces dernières années, plusieurs auteurs ont étudié les transformations que subit l'oocyte durant les premières phases de la période d'accroissement, de préférence chez les Mammifères, les Amphibiens et les Invertébrés. L'ovaire des Oiseaux semble jusqu'ici avoir été écarté de ces recherches. Le fait que ces animaux occupent dans la série un rang voisin des Mammifères, et que l'organisation nucléaire de leurs oocytes adultes est si nette et si intéressante, m'a conduit à rechercher si dans l'évolution de leurs ovules n'existaient pas des transformations analogues à celles qui ont été décrites chez les autres animaux et en particulier chez les Mammifères.

Dans le présent travail, je m'occuperai de cette partie de l'oogenèse s'étendant depuis l'époque de différenciation de l'épithélium germinatif jusqu'au stade de l'apparition des follicules primordiaux; le temps m'a fait défaut pour étudier les transformations nucléaires de la période, pendant laquelle les oocytes sont déjà entourés d'un épithélium folliculaire, et qu'on pourrait appeler la période d'accroissement *intra-folliculaire*, par opposi-

1. Mémoire couronné au concours universitaire des bourses de voyage (1903).

tion à la première partie de la période d'accroissement : la période d'accroissement *extra-folliculaire*. Je tâcherai également d'analyser la structure et la signification du corps vitellin de Balbiani. Quant à l'organogenèse de l'ovaire, je ne m'en occuperai pas pour le moment ; je n'essaierai pas non plus de donner une interprétation des changements nucléaires observés, pour la bonne raison que cette interprétation n'a de valeur que pour autant qu'on ait fait l'étude *complète* de la période d'accroissement.

Matériel et méthodes.

Lorsque, il y a déjà plusieurs années, je commençais l'étude de l'oogenèse, j'avais surtout en vue de me procurer un matériel aussi riche et aussi varié que possible, que ne pouvait certes manquer de m'offrir la vaste classe des Oiseaux. Mais la difficulté d'obtenir des exemplaires suffisamment jeunes — en effet, je remarquai bientôt que la période d'accroissement commence bien avant l'éclosion : deux, trois jours après l'éclosion, les oocytes sont presque tous entourés d'un épithélium folliculaire ; — l'impossibilité, où l'on se trouve le plus souvent, de déterminer l'âge exact des exemplaires obtenus ; enfin, la difficulté inhérente au fait même de se procurer des Oiseaux vivant en liberté ; toutes ces circonstances me forcèrent de recourir à un Oiseau domestique qui me servirait de point de comparaison avec les autres Oiseaux.

Je soumis donc des œufs de *Gallus domesticus* à l'incubation artificielle et, selon la méthode usitée en embryologie, je me proposai d'observer, jour par jour, heure par heure, les modifications apparaissant dans l'ovaire, et d'établir ainsi la succession de ces modifications. A première vue, rien ne paraît plus simple ; et cependant je me heurtai encore à des difficultés ; en effet, des ovaires de même âge se présentent parfois à un stade de développement tout à fait différent ; bien plus, des ovaires apparemment plus âgés que d'autres, c'est-à-dire comptant un plus grand nombre de jours d'incubation, montrent souvent à l'examen microscopique un degré de développement beaucoup

moins avancé et inversement. Il est vrai que pour les ovaires d'une même couvée artificielle, ces différences dans le degré de développement sont bien plus minimes; mais comme pour un même groupe d'œufs, la moitié du nombre fournit habituellement des individus mâles, et comme d'autres œufs ne se développent qu'incomplètement ou même pas du tout, on voit tout de suite que le bénéfice qu'on peut retirer des œufs d'une même couvée n'est pas bien grand. Toutes ces considérations réunies expliquent suffisamment que pour établir, avec toute la certitude voulue, la succession des différentes phases par lesquelles passe le noyau de l'oocyte de premier ordre, il ne suffit pas de se baser sur une unique série d'ovaires; ce n'est que par une étude comparée et détaillée d'un grand nombre d'ovaires qu'on parvient à résoudre le problème. Von Winiwarter (1") chez la Lapine a fait la même constatation. Quant aux facteurs qui provoquent ces différences dans le degré de développement, ils sont probablement multiples et de deux ordres :

Des influences extérieures : température, manipulations, etc.;

Des causes intimes, inhérentes à l'œuf lui-même, à l'individu, à la variété dont l'œuf provient.

J'ai remarqué aussi que vouloir fixer l'âge des ovaires de jeunes Poussins par le nombre de jours qui suivent l'éclosion, peut mener à des erreurs; attendu que, d'une part le chiffre 21, considéré comme nombre de jours d'incubation normal, est très sujet à varier; et que, d'autre part, il faut une surveillance très attentive pour constater le moment de l'éclosion, et qu'il est quasi impossible de déterminer le moment précis de cette éclosion, celle-ci pouvant être lente ou rapide. Pour ces raisons, dans la détermination de l'âge des ovaires de Poussins, je fais abstraction de la date à laquelle se fait l'éclosion, je prends le chiffre 21 comme représentant le nombre de jours d'incubation et je le fais suivre du chiffre représentant le nombre de jours écoulés depuis le vingt et unième jour d'incubation jusqu'au moment où l'animal a été sacrifié. De cette façon, aucune erreur n'est possible.

Exemple : Au lieu de dire : un ovaire de 2, 3, 4 jours après l'éclosion, je dis : un ovaire de 21 jours + 2, 3, 4 jours. Pour

les ovaires des autres Oiseaux examinés : *Passer domesticus* ou *montanus*, *Turdus merula*, *Accentor modularis*, *Sylvia atricapilla*, et un autre Passereau que je n'ai pu déterminer, j'ai dû me contenter de l'âge approximatif; l'âge exact importe peu d'ailleurs, par comparaison avec les ovaires du Poulet, je tâcherai d'y retrouver les mêmes stades.

Comme liquides fixateurs j'ai employé les liqueurs osmiques, durant 8 à 15 jours; la liqueur de Hermann, pour la structure de la chromatine et du noyau vitellin de Balbiani, m'a donné des résultats tout à fait remarquables. La liqueur de Flemming m'a été moins favorable. Je me suis aussi servi avec avantages du sublimé-alcool-acide acétique de von Lenhossèk; le séjour des pièces ne peut dépasser une heure, sinon on obtient des effets de rétraction.

Comme colorants ont été utilisés : après fixation aux liqueurs osmiques, la safranine, acide picrique, avec ou sans coloration consécutive au vert lumière; et l'hématoxyline ferrique de Heidenhain; après fixation au sublimé, l'hématoxyline-éosine, et l'hématoxyline ferrique de Heidenhain seule ou combinée avec l'éosine ou le rouge Bordeaux.

Première partie. — L'Oogenèse.

1. *La lignée oogénétique dans son ensemble* (Pl. IV, fig. 1 à 8).

Avant d'aborder l'étude détaillée de l'oogenèse, il me semble nécessaire de fixer le moment d'apparition et de disparition des différents types nucléaires et leur situation respective dans l'ovaire, pour établir ainsi la succession des différents stades.

Le jeune ovaire se présente sous forme d'une bandelette allongée, dont le grand axe correspond à l'axe longitudinal de l'animal. Le degré de différenciation des oocytes augmente au fur et à mesure qu'on s'éloigne des parties superficielles vers les parties profondes de la couche corticale de l'ovaire. Une remarque importante concernant surtout *Gallus domesticus*, c'est que la différenciation, c'est-à-dire, l'apparition des premières

oogonies et des premiers oocytes, débute aux points situés sur le milieu de la surface de l'ovaire et s'étend de là vers les deux extrémités de l'organe.

Si bien que dans un ovaire d'embryon de Poulet de 18 jours par exemple, où aux deux extrémités on trouve encore des oogonies en division, les points du milieu du corps de l'ovaire présentent déjà des oocytes au stade de synapsis.

Les descriptions suivantes, qui doivent servir à établir la généalogie des types nucléaires, se rapportent donc toujours aux mêmes points de l'ovaire, notamment aux points milieux de la surface. Pour ne pas compliquer la nomenclature, j'ai désigné les différentes espèces nucléaires par les lettres de l'alphabet.

Ovaire d'un embryon de Poulet de 10 à 11 jours (Pl. IV, fig. 1). — Lorsqu'on examine au microscope un ovaire de 10 jours, on constate que la couche corticale se compose de deux parties distinctes : une couche superficielle, qui est composée d'une rangée unique de cellules épithéliales cylindriques et que j'appelle *couche des cellules indifférentes superficielles*, ou avec von Winiwarter (1[a]) *assise épithéliale*, désignée par tous les auteurs sous le nom d'épithélium germinatif; et une couche profonde, qui n'est pas continue, mais composée d'une série de lobes, rattachés à la couche des cellules indifférentes superficielles et plus ou moins bien isolés les uns des autres par un tissu conjonctif provenant du stroma de l'ovaire; cette seconde couche, je l'appelle *couche des bourgeons germinatifs*. Ces bourgeons, ne constituent pas des formations entièrement isolées, sans connexions les unes avec les autres : ils se terminent d'ordinaire du côté profond par un bord convexe et sont anastomosés sur les côtés latéraux les uns avec les autres, de façon à former un réticulum dont les travées sont très épaisses et dont les mailles sont occupées par du tissu conjonctif.

L'assise épithéliale, qui persistera à la surface de l'ovaire durant tous les stades examinés, est formée d'une rangée unique de cellules cylindriques à noyau allongé et à grand axe dirigé perpendiculairement à la surface libre de l'ovaire. Plusieurs de ces cellules se divisent par karyokinèse.

De la face profonde de l'assise épithéliale, on voit partir de distance en distance des bourgeons germinatifs constitués par des invaginations de cette couche. A un examen même superficiel, on constate la présence de cellules irrégulièrement distribuées dans toute l'étendue des bourgeons, en tous points semblables aux cellules indifférentes superficielles, et qui peuvent être désignées sous le nom de *cellules indifférentes profondes*. Ces bourgeons renferment encore des cellules à noyau volumineux, arrondi, renfermant vers son centre une ou plusieurs masses chromatiques volumineuses et des petits grains chromatiques disséminés irrégulièrement sur une charpente achromatique très évidente. Ce noyau est situé excentriquement dans un corps protoplasmique abondant, montrant très souvent une partie différenciée, plus dense, et parfois de nombreuses granulations graisseuses.

Ce sont les cellules *a*.

Un grand nombre de cellules des bourgeons germinatifs sont en voie de division par mitose; ces divisions se font habituellement dans un groupe d'éléments voisins les uns des autres, elles engendrent de véritables nids de mitoses. Si on scrute plus intimement la constitution des bourgeons germinatifs, on remarque qu'à côté des cellules *a*, il en est de bien plus nombreuses dont les parties constituantes sont de dimensions plus restreintes; d'autres, plus petites encore, montrent à peine leur protoplasme et dans le noyau arrondi une ou deux masses chromatiques volumineuses; enfin, il est des cellules dont on ne voit que le noyau, qui par sa structure, sa forme et ses dimensions se rapproche plus du noyau des cellules indifférentes.

Ce sont les cellules *a'*.

Dans un ovaire de 11 jours, il n'y a guère de changements, si ce n'est que la couche corticale a légèrement gagné en épaisseur par augmentation en nombre de tous les éléments constituants des bourgeons germinatifs.

Ovaires d'embryons de 11 à 14 jours. — Dans des ovaires d'embryon de 11 à 14 jours aucune différenciation spéciale ne se montre.

Ovaire d'un embryon de 14 jours. — Dans l'épithélium germinatif plusieurs éléments sont en mitose.

La couche des bourgeons germinatifs a beaucoup augmenté en épaisseur. Dans la distribution des cellules indifférentes profondes, on trouve dès ce stade une particularité qui s'accentuera toujours au cours du développement. Ces éléments sont surtout nombreux dans les parties les plus profondes de la couche corticale; ils forment là une rangée plus ou moins régulière tapissant le fond des bourgeons germinatifs.

Le nombre des cellules *a'*, des cellules *a* et des éléments en mitose n'a pas augmenté proportionnellement à l'augmentation en épaisseur de la couche des bourgeons germinatifs. Celle-ci tient en grande partie au développement d'une nouvelle variété d'éléments qui ressemblent beaucoup au type *a*, et qui n'en diffèrent que par leur protoplasme mieux différencié, leur noyau plus régulier et plus finement structuré : ce ne sont plus des masses chromatiques volumineuses, mais des petits grains chromatiques entassés au centre du noyau, tout autour d'un petit nucléole plasmatique, et des petits granules situés sur une charpente très délicate.

Je désigne ces nouveaux éléments par la lettre *b*; ils siègent en plus grand grand nombre vers le fond des bourgeons germinatifs, et là où ils siègent les mitoses font habituellement défaut.

Ovaire d'un embryon de 15 jours (Pl. IV, fig. 2). — Les mitoses dans l'épithélium germinatif sont rares. La couche des bourgeons germinatifs a acquis une épaisseur qui restera sensiblement la même jusqu'au moment de l'éclosion; en outre, elle présente un aspect plus continu; en effet, la plupart des bourgeons se sont entassés les uns contre les autres de façon à former de grands lobes cellulaires.

On y trouve d'abord les cellules indifférentes profondes; quant aux éléments *a'*, *a* et ceux en mitose, on peut dire qu'ils ont disparu. Les bourgeons germinatifs sont uniquement constitués, outre les cellules indifférentes profondes, par des cellules du type *b*, dont le nombre a considérablement augmenté; en outre, on trouve disséminées par-ci par-là, surtout vers la profondeur, des cellules dont le noyau présente un aspect tout à fait caractéristique : la membrane nucléaire est libre de chromatine, on

dirait que celle-ci s'est retirée vers le centre de la cavité nucléaire, sous forme d'une boule chromatique, renfermant vers son milieu un nucléole plasmatique et séparée de la membrane nucléaire par une mince bordure claire; celle-ci représente la partie de l'espace nucléaire vide de chromatine et occupée par un suc hyalin, clair.

Je désigne ces éléments par la lettre *c*.

Dès ce moment, des modifications nucléaires propres au stade d'accroissement apparaissent; la période d'accroissement a débuté et les éléments *c* représentent sans aucun doute des oocytes de premier ordre. Seulement, il y a lieu de se demander si le type de noyau *c* représente la première étape de l'oocyte de premier ordre. Pour répondre à cette question, revenons un instant sur les observations recueillies jusqu'ici.

Nous avons vu apparaître successivement :

1° Cellules indifférentes superficielles et profondes; cellules *a'*, cellules *a*; éléments en mitose;

2° Cellules *b*;

3° Cellules *c*.

La question la plus délicate est celle de déterminer quels éléments méritent le nom d'oogonies. Comme les figures de division trouvées dans la couche des bourgeons germinatifs pourraient se rapporter soit aux cellules indifférentes profondes, soit aux cellules *a'*, *a*, ou *b*, il importe de distinguer les mitoses des cellules indifférentes profondes de celles des autres éléments cités. Sur des préparations bien réussies, on observe dans le cytoplasme de presque tous les éléments en voie de division, la présence d'une masse différenciée, compacte (sur laquelle je reviendrai plus loin), qui se divise simultanément avec le corps cellulaire. Dans des éléments au repos *a'*, *a*, *b*, on retrouve cette masse compacte, les figures de divisions se rapportent donc à ces éléments et non aux cellules indifférentes profondes, qui ne possèdent qu'une mince bordure de protoplasme où il est impossible de trouver la moindre différenciation; d'ailleurs les mitoses dans ces dernières cellules sont relativement rares. Il reste donc les cellules *a'*, *a*, *b*, qui possèdent en effet dans leur cytoplasme une masse compacte, bien différenciée.

Je ne puis considérer les éléments *b* comme entrant en mitose, pour deux motifs principaux :

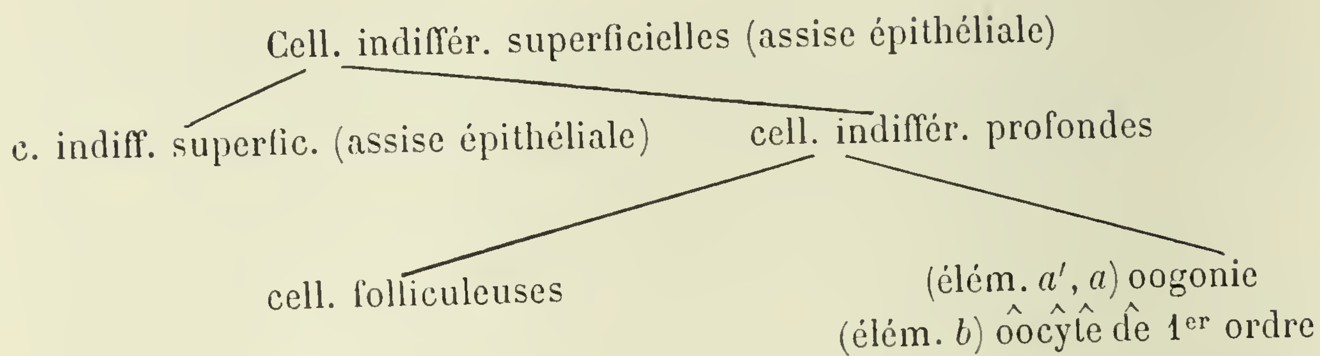
1° D'abord parce que le nombre d'éléments en mitose diminue à mesure que les éléments *b* deviennent plus nombreux (ov. de 14 j.), et que les mitoses ont disparu lorsque les éléments *b* sont à leur apogée (ov. de 15 j.);

2° Pour des raisons de structure intime que j'exposerai plus loin.

Les figures de division appartiennent donc aux éléments *a*; c'est, en effet, au moment où ces derniers sont le plus nombreux (ov. de 10 et 11 jours) que la division mitosique est surtout active. On doit donc considérer les cellules *a* comme des *oogonies*, et les éléments *a'* comme des *oogonies en voie de formation*. Quant aux éléments *b*, qui ne se divisent plus, ce sont de jeunes oocytes de premier ordre. Si je résume, voici la généalogie que j'obtiens pour ces différents éléments :

Les cellules de l'épithélium germinatif se divisent; parmi les cellules issues, les unes restent à la surface de l'ovaire pour perpétuer l'existence de l'épithélium germinatif, d'autres immigrent dans la profondeur (cellules indifférentes profondes) pour devenir cellules folliculeuses, ou bien pour se différencier en oogonies (éléments *a'*, *a*.) Après plusieurs divisions des oogonies, naît l'oocyte de premier ordre (élément *b*). On pourrait appeler la période pendant laquelle s'accomplissent les divisions des cellules indifférentes superficielles et profondes, *période de différenciation*, comme **Schœnfeld** (7[a]) l'a fait pour le testicule du Taureau. A partir du moment où cette période prend fin, les cellules indifférentes superficielles et profondes ont perdu leur fonction consistant dans la formation d'oogonies; le nom de cellules indifférentes ne leur convient plus, aussi j'appellerai dorénavant les premières, *cellules de l'assise épithéliale*, et les secondes, attendu qu'elles formeront plus tard l'épithélium folliculaire, *cellules folliculeuses*.

Schéma.



Ovaire d'un embryon de 16 jours (Pl. IV, fig. 3). — Outre l'assise épithéliale et les cellules folliculeuses, il existe encore quelques rares cellules *b* et de nombreux éléments du type *c*. De plus, une nouvelle espèce de noyau, le type *d*, vient d'apparaître : dans ce type, la cavité nucléaire est remplie uniformément par de fins filaments chromatiques, très enchevêtrés, et il existe un petit nucléole qui tend à se placer périphériquement. Parmi ces nouveaux éléments, il en est quelques rares dans lesquels la chromatine semble se retirer légèrement vers un côté déterminé du noyau.

Ovaire d'un embryon de 17 à 18 jours (Pl. IV, fig. 4). — A cet âge, les éléments *b* ont complètement disparu ; il existe par-ci par-là un élément du type *c*; la couche des bourgeons germinatifs est composée presque exclusivement, outre les cellules folliculeuses, de cellules du type *d*, et d'éléments dont l'apparition a commencé à seize jours et qui sont caractérisés par la présence d'un noyau où la chromatine s'est condensée sous forme de grumeau vers un des pôles du noyau ; ces derniers éléments représentent le type *e* ou les noyaux en synapsis. Dans certains noyaux on observe un cordon chromatique bien caractérisé; ce sont les éléments du type *f*.

Aux deux extrémités de l'ovaire on trouve encore des oogonies en voie de division mitosique.

Ovaire d'un embryon de 19 jours (Pl. IV, fig. 5). — Du type *c* et du type *d* il n'existe plus de représentants. On trouve encore de nombreux noyaux *e*, mais le plus grand nombre des éléments entrant dans la constitution de la couche corticale possèdent un noyau, dans lequel la chromatine se présente sous forme

de filaments relativement épais, orientés d'une façon spéciale ; ces éléments *f* avaient déjà fait leur apparition au 18[e] jour. On peut même trouver à cet âge quelques noyaux où le filament chromatique a acquis son épaisseur définitive et remplit uniformément la cavité nucléaire, c'est le type *g*.

Enfin, il faut encore citer l'assise épithéliale et les cellules folliculeuses.

Ovaire d'un embryon de 20 à 21 jours (Pl. IV, fig. 6). — Dans la couche des bourgeons germinatifs on n'observe plus que des noyaux du type *g* et quelques rares représentants du type *f*. Plus de traces de noyaux du type *e*.

Les cellules folliculeuses existent toujours.

Sur presque toute l'étendue de l'ovaire, la couche des bourgeons germinatifs est nettement séparée de l'assise épithéliale par une couche de tissu conjonctif. Cette séparation s'est accomplie progressivement durant les stades précédents ; au fur et à mesure qu'elle s'opère, les mitoses dans les cellules de l'assise épithéliale deviennent de plus en plus rares ; si bien qu'au 21[e] jour on peut dire qu'on n'en observe plus. Aux deux extrémités de l'ovaire, on trouve encore quelques rares oogonies en division.

Il est probable que la période de multiplication se termine vers l'époque de l'éclosion.

Ovaire de 21 jours + 6 heures (Pl. IV, fig. 7). — Sous l'assise épithéliale on trouve la couche des bourgeons germinatifs notablement épaissie. Cette augmentation en épaisseur, qui s'est effectuée graduellement durant les stades précédents, tient d'abord à un accroissement en volume des oocytes, et ensuite à un développement de tissu conjonctif qui progresse insensiblement depuis l'âge de 15 jours, mais qui est surtout accentué à l'époque actuelle.

Pour ce qui regarde la constitution de la couche des bourgeons germinatifs, voici les éléments qu'on y trouve :

Dans la zone la plus superficielle, on observe de nombreux noyaux du type *g* ; plus profondément existent des noyaux plus grands, dont le cordon chromatique se place périphériquement par rapport à l'aire nucléaire (type *h*) ; dans les parties les plus

profondes on trouve quelques éléments volumineux dont le noyau possède un nucléole chromatique placé périphériquement et un cordon qui se divise longitudinalement (type *i*).

Enfin, il faut encore mentionner les cellules folliculeuses.

A cet âge, aux deux extrémités de l'ovaire, les jeunes oocytes sont à peine formés.

Ovaire de 21 jours + 2 jours et 22 heures (Pl. IV, fig. 8). — En dehors des cellules de l'assise épithéliale et des cellules folliculeuses, les éléments les plus nombreux à cet âge appartiennent au type *h* (à spirème périphérique) et au type *i* (où commence le fendillement longitunal du cordon). Les éléments du type *g* (gros cordon) sont relativement abondants. Enfin, il existe au fond des bourgeons germinatifs un type de noyau qui n'est représenté que par quelques exemplaires et qui s'écarte notablement de ceux décrits jusqu'ici : ce sont les noyaux les plus volumineux de cette époque; ils possèdent un grand nucléole placé le plus souvent excentriquement et de très fines fibrilles chromatiques enchevêtrées, formant une sorte de réticulum (noyaux du type *j*). Ces derniers éléments sont toujours situés dans la région des bourgeons germinatifs la plus voisine de la couche médullaire de l'ovaire, là où les cellules folliculeuses sont les plus nombreuses; quelques-uns d'entre eux sont entourés de toutes parts par des cellules folliculeuses.

Ovaire de 21 jours + 4 à 6 jours. — Dans un ovaire de Poussin de 4 jours apparaissent dans les parties profondes de la couche corticale les premiers follicules primordiaux.

A 21 jours + 6 jours, le nombre des follicules primordiaux est déjà très élevé, et le noyau des plus jeunes oocytes, entourés d'une assise de cellules folliculeuses, montre toujours une structure identique à celle du type *j*.

Conclusions.

De l'ensemble des observations qui précèdent, il est permis de conclure :

1° Que la période de multiplication se termine vers l'époque de l'éclosion, et qu'elle est précédée d'une autre, pendant

laquelle se développent, aux dépens de cellules indifférentes, deux espèces d'éléments : les cellules folliculeuses et les oogonies; on pourrait appeler cette phase, *période de différenciation*;

2° Que la période d'accroissement des oocytes débute longtemps avant l'éclosion (embryon de 14 jours), et avant la formation des follicules primordiaux (4 jours après l'éclosion);

3° Que les périodes de différenciation, de multiplication et d'accroissement n'évoluent pas à des époques entièrement distinctes, mais que pendant une partie de l'oogenèse ces trois phases évoluent simultanément, attendu que les processus de l'oogenèse vont en progressant des parties centrales vers les parties périphériques de la surface de l'ovaire;

4° Que le noyau de l'oocyte de premier ordre passe successivement par diverses étapes, que nous résumons ainsi :

La première forme de noyau que nous voyons apparaître correspond au type *b* (noyau à réticulum) dans un ovaire de 14 jours;

A 15 jours apparaît le type *c* (noyau à chromatine centrale);
A 16 jours, le type *d* (fin peloton);
A 17 jours, — *e* (noyau en synapsis);
A 18 jours, — *f* (synapsis déployé);
A 19 jours, — *g* (gros cordon);
A 21 jours, — *h* (cordon périphérique);
et aussi — *i* (fendillement longitudinal);
A 21 + 3 jours, — *j* (noyau à réticulum);
A 21 + 4 jours, — *j* (du follicule primordial).

Voyons maintenant si l'étude détaillée des phénomènes de l'oogenèse confirme ces conclusions.

2. *Étude de la structure fine des différents éléments de la lignée oogénétique.*

La cellule indifférente (Pl. IV, fig. 9).

Durant tous les stades examinés, il existe à la surface libre de l'ovaire une rangée de cellules épithéliales cylindriques, plus ou moins bien alignées les unes à côté des autres. Ce sont des éléments cylindriques, allongés; leur grand axe est perpendicu-

laire à la surface libre de l'ovaire; leur noyau est allongé dans le sens de leur grand axe et leur protoplasme se réduit à une mince bordure, dans laquelle on ne distingue aucune formation particulière. La chromatine du noyau est représentée par deux ou trois petites masses situées vers le milieu du noyau, et quelques granulations toutes petites accolées à la face interne de la membrane nucléaire, qui est à peine indiquée. Il existe aussi un fin réticulum achromatique; aux points d'intersection de ses trabécules on trouve, par-ci par-là, une petite granulation chromatique.

Nous avons vu qu'au début de l'oogenèse ces éléments entrent en division mitosique; elles méritent alors le nom de *cellules indifférentes superficielles*. Parmi les cellules issues de cette division, les unes restent à la surface de l'ovaire, les autres immigrent dans la profondeur de la couche corticale, ces dernières sont les *cellules indifférentes profondes*. Les cellules indifférentes superficielles et profondes constituent la souche commune d'où dérivent les oogonies et les cellules folliculeuses. Lorsque la période de formation des oogonies est passée, elles ont perdu leur signification; les superficielles deviennent les *cellules de l'assise épithéliale*, les profondes sont les futures *cellules folliculeuses*.

Ce sont les mêmes éléments morphologiques dont la signification physiologique a changé.

Les figures de division des cellules indifférentes et des cellules folliculeuses ne méritent aucune mention particulière, à part que la forme de la cellule en mitose est plus allongée que celle de l'oogonie en voie de division. Il convient de signaler aussi que les mitoses dans les cellules folliculeuses sont assez rares.

L'oogonie (*type a*) (Pl. IV, fig. 10 à 21). — L'oogonie adulte (Pl. IV, fig. 12 et 13) est un élément relativement volumineux, irrégulièrement arrondi, possédant un cytoplasme abondant et un grand noyau arrondi placé excentriquement dans le corps cellulaire. Le cytoplasme renferme, dans sa partie la plus large, une masse bien différenciée, sur la signification de laquelle je reviendrai plus tard et que dès maintenant j'appelle *corps de Balbiani*.

Le noyau est très chromatique. Habituellement vers son centre se trouve un volumineux nucléole, très avide des matières colorantes basiques. Je ne crois pas qu'il convienne d'appliquer le nom de *nucléole* à cette formation; car, lorsqu'on l'examine plus attentivement, on constate qu'il est formé par une juxtaposition de plusieurs amas chromatiques à contours irréguliers; à une certaine distance de cet élément on observe parfois des amas nucléaires plus petits.

Toute l'étendue du champ nucléaire est sillonnée de trabécules achromatiques très nets, sur le trajet desquels on trouve de nombreuses granulations chromatiques qui donnent au noyau un aspect caractéristique. La face interne de la membrane nucléaire est tapissée de grains chromatiques serrés les uns contre les autres; cette disposition rend la membrane très évidente.

Les figures de division nucléaire ne présentent rien de bien particulier. Ce sont des mitoses homœotypiques, et elles se rapportent réellement aux éléments que je viens de décrire. J'ai déjà signalé plus haut la différence capitale existant entre les divisions des cellules indifférentes profondes (et aussi superficielles) et celles des oogonies : lors de la division du corps cellulaire des oogonies, on observe en même temps la division de la masse cytoplasmique différenciée (Pl. IV; fig. 20 et 21). Je reviendrai plus tard sur ces mitoses, à propos de l'étude du corps de Balbiani. En tenant compte de l'époque d'apparition et de disparition des éléments du type *a* et du type *b*, j'ai démontré que les figures de division ne peuvent se rapporter qu'aux premiers (type *a*).

Voyons si l'étude plus approfondie des figures de division ne fournit pas une preuve en plus en faveur de cette démonstration.

En parcourant attentivement les endroits de la couche corticale riches en mitose, il n'est pas rare d'observer des cellules dont le noyau est au tout premier stade de la division, caractérisé par le siège périphérique du peloton nucléinien à sa naissance. Dans ces noyaux entourés encore d'une membrane achromatique (Pl. IV, fig. 14), on trouve toujours au centre un

volumineux nucléole chromatique absolument identique à celui des éléments du type *a*. Bien plus, on peut trouver deux oogonies-filles, accolées encore au niveau d'une surface plane, mitoyenne, le plan de clivage du cytoplasme-mère, à des stades d'évolution différents. L'une des deux oogonies-filles est au repos ou à un stade voisin du repos. Son protoplasme et son noyau présentent les caractères du type *a* (Pl. IV, fig. 15). L'autre oogonie, adjacente à la précédente, appartenant à la même génération, est déjà entrée en mitose. D'autres fois les deux oogonies-filles sont toutes deux au stade de repos (Pl. IV, fig. 13); d'autres fois encore elles sont à un stade différent de la mitose (Pl. IV, fig. 17).

Ces faits démontrent à toute évidence :

1° Que les cellules du type *a*, à structure différente de celle des cellules indifférentes et des cellules du type *b*, entrent en mitose. Ces divisions homœotypiques ne peuvent appartenir qu'à des oogonies;

2° Que ces mitoses engendrent deux oogonies-filles, qui à leur tour montrent une nouvelle figure de division indirecte.

3° Que les oogonies se divisent plusieurs fois.

L'oogonie n'atteint pas d'emblée un état d'organisation tel que je viens de le décrire. Entre le stade de cellule indifférente et celui d'oogonie complètement développée, existent une série d'étapes intermédiaires (type *a'*), qui prouvent clairement que l'oogonie tire son origine des cellules indifférentes.

Ces étapes sont représentées par des éléments (Pl. IV, fig. 10 et 11) dont le protoplasme plus abondant que dans les cellules indifférentes tend à prendre un contour arrondi, et renferme un corps de Balbiani relativement peu développé. Dans le noyau encore allongé ou déjà arrondi, la chromatine devient plus abondante; il apparaît assez régulièrement vers son centre deux ou trois amas chromatiques rappelant vaguement le nucléole de l'oogonie adulte; la membrane nucléaire est encore peu nette, de même que les travées achromatiques. Peu à peu les masses chromatiques centrales deviennent plus abondantes et plus grandes, la charpente achromatique et la membrane se chargent de granulations; le corps cellulaire s'arrondit davan-

tage; le corps de Balbiani grandit; finalement on arrive au stade d'oogonie adulte.

L'oocyte de 1er ordre (Pl. V, fig. 22 à 62).

Le volume de l'oocyte ne diffère guère de celui de l'oogonie adulte; vers l'époque d'apparition des follicules primordiaux, son augmentation en diamètre devient sensible. Le cytoplasme est abondant et présente un contour en général régulièrement arrondi; le noyau est arrondi et placé excentriquement. D'un côté, le noyau est séparé de la surface cellulaire par une bandelette cytoplasmique très mince; du côté opposé, il en est séparé par un grand lobe protoplasmique, semi-lunaire, au milieu duquel on trouve toujours le corps vitellin de Balbiani.

L'importance des données, que j'ai recueillies sur l'apparition précoce et la signification du corps de Balbiani, m'ont décidé à les réunir dans un chapitre spécial.

Noyaux du type b (Pl. V, fig. 22 et 23). — Ces noyaux présentent une structure réticulée dont la délicatesse est un des caractères différentiels propres à les distinguer des noyaux des oogonies. Toute l'organisation de ces éléments est plus fine, plus soignée, si je puis m'exprimer ainsi; ils font l'impression de se trouver à un état de différenciation plus avancé. A la face interne de la membrane nucléaire, on n'observe plus de grosses granulations, mais des grains chromatiques punctiformes, si serrés et si bien agencés qu'ils semblent former une ligne chromatique continue faisant corps avec la membrane.

Au lieu d'une charpente achromatique parsemée de gros grains, c'est un fin treillis portant de minuscules granulations chromatiques. Enfin, au centre du noyau on trouve une formation dont la constitution diffère essentiellement de celle du nucléole de l'oogonie. Elle consiste en une réunion de petites masses chromatiques dont le nombre et l'agencement sont très variables; elles entourent en partie ou en totalité un petit nucléole plasmatique; celui-ci se colore en effet comme le protoplasme : en brun par la safranine, en vert par le vert lumière, en rose par l'éosine, en rouge par le rouge Bordeaux, en gris par l'hématoxyline ferrique. Il est parfois si intimement entouré par les masses chromatiques qu'il échappe entièrement à la vue.

Ce nucléole semble être un centre tenant sous sa dépendance toute l'organisation du noyau; en effet, des masses chromatiques qui l'entourent partent les filaments de la charpente achromatique pour se rendre à la membrane nucléaire.

Entre l'oocyte (type *b*) et l'oogonie (type *a*) existent une foule de stades intermédiaires. Il en résulte qu'il est parfois difficile, même quasi impossible de distinguer à première vue les noyaux des très jeunes oocytes à peine formés, de ceux des oogonies. Ce n'est qu'en tenant compte de l'âge de l'ovaire et de l'endroit de l'ovaire où siègent ces noyaux qu'on peut faire cette distinction.

Noyaux du type c (Pl. V, fig. 24, 25, 25 *bis*). — L'aspect de ces noyaux est tout particulier : ils renferment une masse compacte centrale, entourée et séparée de la membrane par une mince couche périphérique, claire, remplie de suc nucléaire, dépourvue de chromatine. Au centre de la masse compacte existe le nucléole plasmatique entouré d'un fouillis inextricable de masses, de granulations, de grains chromatiques et de filaments achromatiques. Longtemps, trop longtemps peut-être, j'ai considéré cet état particulier du noyau comme étant dû à un effet des réactifs employés; aujourd'hui je puis affirmer que ces noyaux représentent une étape normale de l'oogenèse; les raisons sur lesquelles je me base sont les suivantes :

1° J'ai observé ces noyaux avec tous les réactifs employés : liqueurs osmiques, sublimé acétique;

2° J'ai trouvé ces noyaux non seulement chez le Poulet, mais aussi chez d'autres Oiseaux, entre autres chez un Passereau à peine éclos (que je n'ai pu déterminer);

3° Je ne me représente pas bien une production artificielle n'apparaissant qu'à un âge déterminé, au milieu de noyaux dont la structure ne peut nullement être considérée comme artificielle. On trouve en effet ces noyaux *c*, de 15 à 17 jours (embryon), vers le milieu de l'ovaire; à l'époque de l'éclosion, aux deux extrémités de l'ovaire;

4° Entre le type *b* et le type *c*, entre le type *c* et le type *d*, il existe une série de stades intermédiaires qui prouvent que le type *c* représente une étape normale de l'évolution du noyau de l'oocyte de 1er ordre.

Parmi les noyaux *c*, il en est où la boule chromatique présente une texture beaucoup plus lâche (Pl. V, fig. 24); sur la charpente achromatique sont situées par-ci par-là des granulations chromatiques beaucoup plus volumineuses que dans les noyaux du type *b*; la membrane nucléaire est privée de chromatine; tout l'appareil chromatique s'est ramassé vers le centre du noyau. Il n'est pas rare de trouver en certains endroits de la membrane des granulations chromatiques d'où partent des filaments achromatiques, qui les rattachent à la masse générale du contenu nucléaire.

Tout l'appareil chromatique paraît se rétracter vers le centre de la cavité du noyau; par l'effet de cette rétraction, plusieurs des petits grains chromatiques éparpillés se sont fusionnés pour former des masses chromatiques plus ou moins volumineuses. Le minimum de cette rétraction existe dans les noyaux du type *c* décrits en premier lieu. On peut se demander si le nucléole ne joue pas un rôle dans ces phénomènes; on le trouve en effet toujours situé au centre de l'appareil nucléaire. Au stade suivant, où la rétraction prend fin, le nucléole émigre vers la périphérie.

Noyaux du type d (Pl. V, fig. 26 à 29). — Ces noyaux ont été décrits antérieurement comme possédant dans toute leur étendue un enchevêtrement de fins filaments chromatiques; vers la périphérie existe un nucléole plasmatique.

La constitution de ces noyaux est difficile à décrire et à dessiner; on ne pourrait affirmer si on se trouve ici en présence soit d'un réticulum, soit d'un peloton entortillé. Je crois que les deux peuvent exister : tel noyau possède un réticulum, tel autre un peloton. En effet, certains d'entre eux établissent une transition du type *c* au type *d*, et montrent à la fois un réticulum chromatique à côté d'un peloton nucléinien.

Dans de semblables noyaux (Pl. V, fig. 26 et 29), on observe des filaments chromatiques sur toute leur étendue, à côté de grains et d'amas chromatiques peu nombreux (parfois seulement 2 à 3), qui n'imprègnent pas encore tout le caryomitome. Tout autour de cet appareil nucléaire persiste une partie de la zone corticale nucléaire libre de chromatine, sous forme

d'un très mince anneau. On peut trouver le nucléole plasmatique au centre; le plus souvent il se trouve déjà vers la périphérie. Dans les noyaux du type *d* proprement dit presque toute la chromatine s'est éparpillée le long de la charpente; il y a tendance à la formation d'un peloton, qui occupe toute l'étendue de la cavité nucléaire; alors le nucléole émigre vers la périphérie.

Noyaux du type e (Pl. V, fig. 30 à 32). — Ils représentent des noyaux dont la charpente chromatique s'est rétractée vers un pôle bien déterminé, toujours le même : le pôle dans le voisinage duquel se trouve le corps de Balbiani. Ils correspondent au stade de synapsis. Toutefois, cette phase n'est pas aussi caractéristique que chez les Mammifères, par exemple, où l'on trouve un grumeau chromatique intimement appliqué contre la membrane nucléaire. Dans les oocytes de Poulet la rétraction n'est pas aussi prononcée; le grumeau est composé en effet de deux parties : une partie compacte, plutôt centrale, et une partie plus lâche constituée par des filaments chromatiques, reliant la première à la membrane nucléaire, où ils semblent se terminer. Le domaine libre de chromatine, occupé par un suc nucléaire hyalin, se présente sous forme d'un croissant clair.

Le nucléole plasmatique siège d'ordinaire en dehors du grumeau ou dans son voisinage immédiat.

La constitution de la partie centrale, compacte, du grumeau n'est incontestablement pas homogène; sur des coupes fines et bien réussies, elle est composée d'une infinité de filaments excessivement entortillés, en continuité avec ceux de la partie lâche. Souvent on trouve dans cette partie compacte de petites masses chromatiques (Pl. V, fig. 30), dénotant que l'édification du peloton n'est pas encore achevée. Elle se continue encore (au début et) pendant l'état de synapsis.

A un stade plus avancé (Pl. V, fig. 31 et 32), on voit partir du grumeau des filaments, qui pénètrent dans la partie claire de la cavité nucléaire, s'y recourbent, et reviennent au grumeau; il se forme de la sorte des anses chromatiques, dont la partie convexe siège dans la zone du noyau la plus éloignée du corps de Balbiani, et dont les extrémités se perdent dans le grumeau. Elles sont toujours très courtes, attendu que la partie libre de

la cavité nucléaire est très petite. L'existence de ces anses est importante, par ce qu'on les voit apparaître à un moment donné de cette phase de l'oogenèse et de la spermatogenèse chez d'autres animaux, où le synapsis est plus accentué. Chez d'autres Oiseaux examinés [*Turdus merula* (Pl. VI, fig. 69 et 71), *Accentor modularis* (Pl. VI, fig. 72, 73 et 74), et un Passereau à peine éclos (que je n'ai pu déterminer)], à la même époque de l'oogenèse le stade de synapsis est aussi accentué et aussi caractéristique que chez les Mammifères.

D'ailleurs, il existe d'autres animaux où la disposition en synapsis des spermatocytes est peu marquée ; il en est ainsi chez le Rat et la Souris, d'après **Schœnfeld** (7[a]) ; cet auteur dit, page 44 : « elle existe (cette disposition en synapsis) pourtant chez ces animaux, mais elle y est peu marquée, à cause du petit volume des noyaux, par rapport au contenu chromatique très abondant ». Le même auteur signale, page 50, que chez *Pentastoma*, d'après **Montgomery**, « le grumeau est plutôt central, et en tout cas se trouve toujours à une certaine distance de la membrane nucléaire. La plupart du temps il est pourtant plus rapproché des corpuscules centraux que du pôle opposé et toujours relié à l'idozome par de fins filaments ».

Noyaux du type f (Pl. V, fig. 34 à 39). — Le déploiement du grumeau qui avait commencé au stade précédent s'achève ici.

Dans ces noyaux, on trouve de nombreux cordons chromatiques plus épais que dans ceux du type *e* ; ces filaments s'entrecroisent dans tous les sens ; cependant il existe dans leur agencement une orientation générale qui prouve que ces noyaux *f* succèdent aux noyaux *e* : ils sont disposés sous forme d'anses dont les extrémités apparentes se trouvent dirigées vers le pôle du noyau adjacent au corps de Balbiani ; la partie convexe des anses est dirigée vers le pôle opposé. Les branches de chaque anse ne sont pas rectilignes et isolées les unes des autres : elles s'entre-croisent, se superposent, sillonnent le champ nucléaire dans les directions les plus variées. Elles respectent le plus souvent une partie du champ nucléaire : le pôle opposé au corps de Balbiani. En même temps les cordons s'épaississent et se raccourcissent graduellement. On peut parfois poursuivre un

filament sur un trajet assez long, ce qui permet de supposer qu'il s'agit d'un peloton unique, continu.

Il n'existe plus de nucléole plasmatique; il m'est impossible de dire comment il disparaît.

Noyaux du type g (Pl. V, fig. 40 à 43). — A ce stade de leur évolution, les cordons chromatiques ont acquis le maximum d'épaisseur et occupent toute la cavité nucléaire. Les anses chromatiques sont très serrées les unes contre les autres, sans orientation spéciale par rapport au corps de Balbiani.

Les tronçons nucléiniens isolés et nombreux, répandus dans toute l'aire nucléaire, appartiennent incontestablement à un peloton unique, subdivisé en segments de longueur variable par le rasoir; la longueur de plusieurs filaments est telle qu'on peut avec toute certitude exclure l'hypothèse de l'existence de cordons multiples.

Le contour du peloton est irrégulier; de distance en distance on remarque de fins épaississements alternant avec de légers amincissements, dénotant un aspect moniliforme. Avec beaucoup d'attention on distingue parfois sur le milieu de quelques segments chromatiques une fine fente claire, discontinue et parallèle à l'axe du cordon (Pl. V, fig. 42 et 43). Enfin, on ne décèle dans ces noyaux aucune espèce de nucléole, ni plasmatique, ni chromatique.

Noyaux du type h (Pl. V, fig. 44 à 48). — Le noyau a légèrement augmenté de volume et se caractérise par le siège excentrique ou plutôt périphérique du peloton chromatique. Sur la coupe optique on obtient des images très diverses : tantôt à la face interne de la membrane sont disposées une série de petites boules chromatiques, correspondant aux sections transversales de différents segments du cordon; sur des coupes tangentielles du noyau, on voit souvent partir de ces boules des arceaux occupant la surface de l'aire nucléaire et aboutissant au pôle opposé. En abaissant la vis micrométrique, on aperçoit, vers le milieu de la cavité nucléaire, un suc clair, libre d'anses chromatiques. Tantôt, on observe, en même temps que les arceaux, des segments nucléiniens longeant la membrane du noyau suivant le plan de la coupe. Ces arceaux sont très caractéristiques. Des

coupes très fines, faites suivant un plan passant par l'équateur du noyau, montrent une cavité occupée par un liquide clair et, le long de la face interne de la membrane, les sections transversales du cordon chromatique. Ces images sont cependant exceptionnelles; généralement il reste encore au sein même de la cavité quelques anses plus ou moins longues du peloton.

On le voit donc, le cordon prend contact sur une grande partie de son trajet avec la membrane, sans s'étaler cependant *suivant toute sa longueur* à la périphérie de la cavité nucléaire.

Le début du fendillement longitudinal, parfois perceptible déjà au stade précédent, s'accentue davantage (Pl. V, fig. 47 et 48). Généralement il n'existe pas de nucléole chromatique.

Noyaux du type i (Pl. V, fig. 49 à 55). — Le volume des noyaux a encore augmenté; la disposition périphérique du cordon chromatique existe encore. Deux particularités principales les distinguent de ceux du type *h* : d'abord l'existence d'un ou rarement de plusieurs nucléoles chromatiques (Pl. V, fig. 49 et 53) et ensuite la dualité du cordon.

Le nucléole se présente sous forme d'une masse chromatique à contours arrondis ou irréguliers, occupant une position habituellement excentrique; souvent il est très rapproché de la membrane. Il semble n'avoir que des rapports de voisinage et de contact avec le cordon chromatique.

Le fendillement longitudinal, ébauché aux deux stades précédents (*g* et *h*), est visible ici avec toute la netteté désirable. La fente claire, qu'on observait parfois dans le cordon des noyaux *g* et *h*, était discontinue; dans le type *i* la dualité n'affecte également que des segments isolés du cordon, jamais le fendillement longitudinal ne se poursuit sur toute l'étendue de ce dernier. Ce fendillement engendre de cette manière deux filaments granuleux, légèrement écartés l'un de l'autre vers le milieu de leur longueur, et se rejoignant à leurs extrémités au niveau d'une partie encore indivise du cordon.

De cette façon, il se forme de petits anneaux, de petits losanges chromatiques. Ce processus de fendillement longitudinal incomplet n'entame pas toujours le cordon dans toute sa longueur : à côté de plusieurs segments doubles, on observe sou-

vent plusieurs tronçons épais, simples, indivis (Pl. V, fig. 49, 51, 52, 55).

Il résulte de ce qui précède que l'étude de la genèse des segments chromatiques doubles et des anneaux chromatiques, propres à l'oocyte du Poulet, ne présente aucune difficulté. Ils résultent incontestablement d'un fendillement longitudinal. En effet, on aperçoit toujours sur une coupe d'ovaire de Poulet, au moment où les noyaux du type *i* sont nombreux, tous les stades du processus de la division longitudinale avec toute la netteté désirable, à partir de l'apparition d'une fine ligne ou fente claire, à peine perceptible, jusqu'à l'étape de l'apparition d'anneaux chromatiques. Aussi, les segments indivis du peloton nucléinien ont-ils toujours une épaisseur double de celle des parties constituantes des tronçons doubles ou des anneaux.

Au fur et à mesure que le fendillement se poursuit, le nombre de losanges et d'anneaux devient plus grand et la texture du noyau devient plus difficile à analyser.

Chose curieuse et importante à noter, tous les petits anneaux ou petits losanges, une fois formés, ne s'isolent pas, mais restent tous reliés les uns aux autres; l'endroit de réunion de deux anneaux voisins se présente sous forme d'un point, d'un petit nœud; il se forme de la sorte une chaînette chromatique (Pl. V, fig. 50 et 54).

Noyaux du type j (Pl. V, fig. 56 à 60). — Le noyau est relativement volumineux. Son contenu se compose d'un nucléole chromatique à position excentrique ou périphérique, et d'un assemblage de mailles, de filaments et de grains chromatiques. Cette charpente de nucléine occupe toute la cavité nucléaire, en prenant contact avec la membrane, sur laquelle viennent s'insérer des trabécules chromatiques. A première vue, la nucléine paraît constituer un réticulum continu.

Mais il est facile de se convaincre que ce dernier correspond à un réticulum, dans les parties constituantes duquel les anneaux sont parfaitement conservés et aussi indépendants qu'au stade précédent.

Cet aspect *pseudo-réticulaire* est produit par un enchevêtrement d'anneaux, de losanges reliés les uns aux autres, comme

dans les noyaux *i*. Jamais on n'observe entre deux losanges voisins des anastomoses transversales. Pour mieux se convaincre de ce fait, il suffit d'examiner des coupes minces, tangentielles de noyaux (Pl. V, fig. 59 et 60) : elles nous montrent les petits anneaux superficiels réunis longitudinalement, mais ne présentant pas d'anastomoses transversales. Les branches constituantes des losanges sont finement variqueuses et légèrement flexueuses. Leur forme et leur grandeur sont très variables : il y en a de petits et de grands, de réguliers et d'irréguliers.

Comme le cordon chromatique ne s'est pas segmenté transversalement, on peut se représenter cet aspect pseudo-réticulaire comme le résultat de l'entortillement, du pelotonnement d'un cordon spécial, qui serait constitué par une série d'anneaux se suivant à la file et réunis les uns aux autres; en d'autres termes, nous sommes ici en présence d'une longue chaînette chromatique repliée sur elle-même dans les sens les plus divers.

Un argument en plus, en faveur de cette opinion, est fourni par l'étude de stades ultérieurs, où l'on observe l'évolution progressive, le déploiement de ces différents segments de la chaînette. Les oocytes à ce stade de l'accroissement sont très souvent entourés de toutes parts par des cellules folliculeuses; enfin, quatre jours environ après l'éclosion, on trouve le type *j* dans des follicules primordiaux bien développés (Pl. V, fig. 61 et 62).

Durant la période d'accroissement *extra-folliculaire*, il n'existe donc pas de stade de repos; durant la phase d'accroissement *intra-folliculaire*, il n'en existe pas davantage, comme je tâcherai de le démontrer plus tard.

L'oogenèse chez les autres Oiseaux. — Dans un ovaire de *Passer* de six à huit jours après l'éclosion, j'ai trouvé quelques rares noyaux du type *h* et de nombreux noyaux du type *i*.

Un ovaire de *Turdus merula*, de six jours environ après l'éclosion, montre, vers la surface sous l'assise épithéliale, de nombreux noyaux du type *g*; plus profondément, des noyaux du type *h* (Pl. VI, fig. 70), et au niveau de l'extrémité profonde des bourgeons germinatifs, de rares noyaux du type *i*. Les

cellules folliculeuses sont disséminées en grand nombre entre tous ces types nucléaires, et au fond des bourgeons germinatifs, elles sont disposées en couche très régulière. Aux deux pôles de l'ovaire, on trouve des noyaux du type *f* et des noyaux du type *e* (Pl. VI, fig. 69^2 et 71). Ici le synapsis ressemble absolument à celui des Mammifères : un grumeau chromatique accolé à la membrane nucléaire, du côté du corps vitellin.

Dans un ovaire d'*Accentor modularis*, de trois jours après l'éclosion, les noyaux se rapportent au type *e* (Pl. VI, fig. 72), et au type *f* (Pl. VI, fig. 73, 74).

Il existe toujours un nucléole situé dans la partie du grumeau la plus rapprochée du centre de la cavité du noyau; au fur et à mesure que le cordon du grumeau se déploie, le nucléole est comme refoulé vers le côté opposé du noyau.

Un ovaire de *Sylvia atricapilla*, de quatre jours après l'éclosion, montre des noyaux du type *g*, du type *h* et quelques noyaux du type *i*.

Enfin, j'ai eu l'occasion d'examiner l'ovaire d'un Passereau à peine éclos et que je n'ai pu déterminer. On y trouve, outre les cellules folliculeuses et les cellules de l'assise épithéliale, de nombreux noyaux du type *b*, des noyaux du type *c* et du type *e*. Il y existe aussi quelques oogonies, dont quelques-unes présentent une figure mitosique.

En général, on peut dire que dans l'oogenèse des Passereaux les modifications de l'oocyte de 1er ordre sont les mêmes que celles qu'on observe chez le Poulet.

3. *Anomalies.*

A toutes les époques de l'oogenèse, j'ai observé un petit nombre d'éléments ne correspondant à aucun des types décrits. L'ensemble de leurs caractères, aspect du cytoplasme, structure et mode de répartition de la chromatine, me porte à les considérer comme des éléments en voie de dégénérescence.

Tout d'abord, dans deux ovaires d'embryons âgés respectivement de dix et de onze jours, presque toutes les oogonies sont formées d'un cytoplasme bourré de granulations graisseuses. La

présence de granulations graisseuses multiples doit-elle être interprétée dans le sens d'une dégénérescence? Il me paraîtrait téméraire de l'affirmer, car toutes les oogonies présentent cette particularité.

Toutefois, les oogonies dégénèrent incontestablement souvent; en effet, il n'est pas rare de trouver, au milieu d'oogonies en voie de mitose, des cellules dont la chromatine est éparpillée, au niveau de l'aire nucléaire et dans le cytoplasme, en masses irrégulières et de grandeur très variable (Pl. VI, fig. 80). Le siège de ces éléments au milieu d'oogonies normales en voie de division et l'aspect général de leur chromatine montrent à l'évidence que ce sont des éléments en mitose (dégénérative). Un argument en plus est fourni par la présence de restes de la figure achromatique, qu'on trouve parfois dans ces cellules.

Quant aux oocytes en voie de dégénérescence, on en trouve à toutes les phases de la période d'accroissement; leur noyau subit des phénomènes de karyolyse.

A un premier degré, la nucléine se condense sous forme d'amas ou de travées chromatiques opaques, sans structure; de bâtonnets, de granulations; parfois sous forme de petites boules réparties sans ordre dans la cavité nucléaire (Pl. VI; fig. 77, 78, 79).

A un second degré (Pl. VI, fig. 81, 82, 83), la membrane nucléaire disparaît ou a disparu; la chromatine est concentrée en un ou plusieurs amas plus ou moins nombreux siégeant au niveau de l'ancien territoire nucléaire ou bien au milieu du cytoplasme. Celui-ci montre des signes de dégénérescence : il se condense en zones compactes, irrégulières, entourant les amas chromatiques.

Peut-être peut-on ranger ici également les éléments géants que j'ai rencontrés en petit nombre à tous les âges. Parmi eux, il en est dont la structure du noyau ressemble à un des types décrits plus haut (Pl. IV, fig. 16). D'autres présentent des caractères anormaux aussi bien dans leur noyau que dans leur cytoplasme (Pl. VI, fig. 79 et 81).

On peut se demander si l'hypertrophie ne serait pas un premier pas vers la dégénérescence.

Dans les ovaires de Passeraux examinés, on observe des éléments géants et des éléments en dégénérescence (Pl. VI, fig. 79).

4. *Conclusions.*

Il résulte des observations recueillies dans cette première partie, que l'ordre de succession des types nucléaires, établi par l'étude de l'époque exacte de leur apparition et de leur disparition respectives se vérifie par l'étude de leur structure intime et de leur évolution.

Les transformations nucléaires du début de l'oogenèse des oiseaux peuvent être résumées dans les termes suivants.

La cellule folliculeuse et l'oogonie ont une souche commune, à savoir la cellule indifférente; l'oogonie après plusieurs divisions engendre l'oocyte de premier ordre. Le noyau du tout jeune oocyte présente au début une structure réticulée (repos), et subit successivement les modifications suivantes : pendant la rétraction du caryomitome vers le centre — autour d'un nucléole plasmatique — se forme un fin peloton chromatique, qui s'étale d'abord dans toute l'étendue du territoire nucléaire, et se condense ensuite au pôle du noyau adjacent au corps de Balbiani. Au stade de synapsis, le cordon s'épaissit considérablement pour envahir bientôt toute la cavité du noyau; ensuite le peloton nucléinien se rapproche de la membrane nucléaire, laissant la partie centrale libre, et subit alors au niveau de plusieurs de ses segments une division longitudinale, qui n'intéresse jamais la totalité de sa longueur. Le résultat de ce fendillement localisé est la formation d'une chaînette chromatique, dont l'entortillement donne au noyau un aspect réticulé (pseudo-réticulum). — Au cours de l'oogenèse plusieurs éléments subissent la dégénérescence.

5. *Littérature.*

L'oogenèse chez les Oiseaux. — Bien rares sont les auteurs qui se sont occupés des premières phases de la période d'accroissement de l'oocyte des Oiseaux. Quelques-uns ont étudié la première origine de la glande génitale et surtout son organogenèse;

d'autres ont décrit l'apparition des jeunes cellules-œufs; d'autres plus récents ont étudié les étapes successives par lesquelles passe la cellule-œuf, lorsqu'elle se trouve déjà à l'état de follicule primordial; mais personne n'a poursuivi pas à pas les premières modifications que subit la cellule-œuf, étude qui a été faite dans ces derniers temps pour les Mammifères et d'autres Vertébrés et pour plusieurs Invertébrés.

Parmi ces auteurs je signalerai, d'après un travail de **Holl** (8), **Bornhaupt** (13) : chez des embryons de Poulet de onze, douze et treize jours, il constate immédiatement sous l'épithélium des amas cellulaires, qu'il considère comme des végétations de l'épithélium superficiel de l'ovaire; dans ces amas il observe des cellules qui se distinguent des autres par leur volume beaucoup plus grand ; ce sont les œufs primordiaux.

Rathke (12) a remarqué que, vers le neuvième jour de la vie embryonnaire, il apparaît dans l'ébauche génitale une différenciation sexuelle.

Waldeyer (11) étudie des embryons de dix à quatorze jours et des individus éclos; il voit se former dans l'épithélium germinatif de grands éléments arrondis possédant un noyau clair et un nucléole. Pour cet auteur, le follicule primordial se forme aux dépens des cellules épithéliales indifférentes. Chez le Poulet, **Schmiegelow** (14) distingue dans l'épithélium germinatif de grandes cellules sexuelles ou œufs primordiaux. Il pense que des œufs primordiaux se développent également aux dépens du stroma mésenchymateux de l'ovaire (cité d'après **Bouin** (2).

D'après **von Mihalkowicz** (15), les œufs primordiaux se forment non dans l'épithélium germinatif, mais dans les rayons sexuels (végétations de l'épithélium germinatif dans le stroma sous-jacent); les ovaires des Oiseaux se prêteraient peu à l'étude des détails fins se rapportant à l'origine des ovules primordiaux; ils se rapprocheraient sous plusieurs points de vue de ceux des Reptiles. Pour cet auteur les cellules folliculeuses proviennent non du stroma, mais de cellules épithéliales immigrées dans le stroma.

Laulanié (16) signale aussi la genèse d'ovules primordiaux à l'intérieur de l'épithélium germinatif et des cordons sexuels du stroma sous-jacent à l'épithélium.

Prenant (17), en étudiant un embryon de Poulet de 3 jours et demi environ, constate que le coussin génital est tapissé par un épithélium stratifié ; au sein de celui-ci on trouve çà et là de grands éléments arrondis ou ovalaires qui représentent les œufs primordiaux. Ceux-ci, rares au début, augmentent bientôt en nombre ; comme l'auteur n'a pas observé de caryocinèses indiscutables dans les œufs primordiaux, il croit que ces derniers résultent de la transformation des cellules épithéliales. Il ne tranche pas la question de savoir si les œufs primordiaux représentent les cellules-mères des futures cellules sexuelles. La présence de masses cellulaires dégénérées dans l'ébauche génitale lui fait admettre la possibilité de leur disparition plus ou moins complète à une certaine période de l'ontogenèse.

Prenant admet aussi l'auto-différenciation d'œufs primordiaux aux dépens des cellules du stroma.

Tous ces auteurs admettent donc l'origine des œufs primordiaux aux dépens de l'épithélium germinatif. Je ne puis admettre la genèse des cellules sexuelles aux dépens du stroma ovarien, conformément aux idées émises par **Schmiegelow** (14), **Laulanié** (16) et **Prenant** (17). Avec **Prenant** on doit admettre « la possibilité de disparition plus ou moins complète » d'œufs primordiaux, correspondant à des oogonies et des oocytes.

Quelle est la nature des éléments décrits par ces auteurs comme œufs primordiaux? Sont-ce des oogonies ou sont-ce des oocytes? Pour autant qu'on peut en juger d'après l'âge des stades étudiés, je puis affirmer :

1) Que **Rathke** et **Prenant** ont vu des oogonies, mais n'ont certainement pas vu des oocytes, ceux-ci n'apparaissant que dans des ovaires d'embryons plus âgés ;

2) Que **Bornhaupt**, **Waldeyer**, **Schmiegelow**, **von Mihalkowicz** et **Laulanié** ont étudié des oogonies et quelques-uns d'entre eux des oocytes.

Au surplus, ces auteurs n'ont pu distinguer une oogonie d'un oocyte.

Des travaux plus récents s'occupent plus spécialement de l'oogenèse.

En 1890, **Holl** (8), dans un travail intitulé *Ueber die Reifung*

der Eizelle des Hühn's, s'occupe d'ovaires de Poussins sortis de l'œuf et âgés de 1 et 2 jours.

L'ovaire d'un Poussin sorti de l'œuf contient, dit-il, des cellules-œufs (Eizellen) pressées les unes contre les autres de façon à former de petits amas, et des cellules-œufs entourées déjà d'un épithélium folliculaire. Les cellules-œufs non encore entourées d'un épithélium folliculaire sont polygonales par pression réciproque, ne possèdent pas de membrane, mais une condensation périphérique de leur cytoplasme ; en effet, là où ces cellules se touchent, elles ne confluent pas, mais il apparaît entre elles une fine ligne délimitante. Le cytoplasme paraît homogène, parfois granuleux. Le noyau arrondi ou légèrement ovalaire, le plus souvent central, est assez grand par rapport au cytoplasme environnant; il possède une membrane évidente. En progressant en développement, le contenu nucléaire, formé par le suc nucléaire, la charpente et le nucléole, s'écarte le plus souvent en un point de la membrane.

Le nucléole seul est colorable. Le suc est peu abondant, eu égard à ce que la charpente et le nucléole remplissent presque toute l'aire nucléaire. La charpente se présente sous l'aspect d'un réseau serré se colorant seulement *après plusieurs heures* (j'ai fait la même constatation) par le carmin boracique et l'hématoxyline. « Mehr, als dass ein Netzwerk mit eingestreuten kleineren Punkten vorhanden ist, welche nichts anderes als die Kreuzungsstellen des Fadenwerkes sind, könnte nicht ermittelt werden. »

D'après Holl, le nucléole est très net, arrondi, brillant; il se colore intensément. Sa situation est assez constante : il se trouve toujours dans le voisinage de la surface du noyau, logé dans un espace intercepté par le réticulum; il semble fixé dans cet espace.

De quelle manière cette fixation s'opère, par le suc nucléaire coagulé ou par de fines fibrilles s'étendant de sa périphérie aux mailles du réseau, l'auteur n'a pu élucider ce point. En faveur de la seconde manière de voir, Holl insiste sur l'aspect des nucléoles, qui sont non régulièrement arrondis, mais parfois à bords anguleux. Enfin, le nucléole lui a toujours paru être unique.

La cellule-œuf ainsi décrite n'a pas de membrane; celle-ci se forme aux dépens du stroma ovarien et correspond à une tunique adventice. Peu après se forment l'épithélium folliculaire et la membrane limitante aux dépens du stroma ovarien.

Holl n'a pas observé de divisions des cellules-œufs. En rapprochant la description de **Holl** de celle des noyaux pseudo-réticulés (type *j*), et en tenant compte de l'âge des ovaires étudiés, je suis porté à croire qu'il a décrit des noyaux du type *j*. Les autres types nucléaires existant à ce stade du développement de l'ovaire lui ont échappé. Il n'a pu constater de divisions des cellules-œufs, car la période de multiplication se termine vers l'époque de l'éclosion.

Dans la troisième partie de son travail, **Holl** étudie les modifications ultérieures de la cellule-œuf, depuis le stade de follicule primordial jusqu'au moment où la vésicule germinative se place périphériquement par rapport au vitellus, sous le nom de *phénomènes de maturation* (Reiferscheinungen).

Il est à remarquer que ces phénomènes font encore partie de la période d'accroissement; l'époque durant laquelle ils se passent constitue la période d'accroissement *intra-folliculaire*.

En 1892, **Hoffmann** (18) publia son travail, *Etude sur le développement de l'appareil uro-génital des Oiseaux*, dans lequel il s'occupe surtout de l'organogenèse de l'ovaire chez les Grallatoires et les Natatoires.

Dans un jeune ovaire de *Numenius arcuatus*, il constate que « la couche des ovules primordiaux se compose de deux espèces de cellules : de cellules péritonéales ordinaires et d'ovules primordiaux; ceux-ci occupent principalement les parties médiales de la couche des ovules primitifs, tandis que le bord libre et le bord tourné vers les cordons génitaux sont occupés par des cellules péritonéales resserrées et stratifiées, qui sont, au contraire, plus rares entre les ovules primordiaux. Les cellules péritonéales ainsi que les ovules primordiaux sont partout en voie de prolifération active par karyokinèse. »

Ces ovules primordiaux en mitose correspondent évidemment à des oogonies.

Chez des animaux de 3 à 4 jours, **Hoffmann** trouve que « dans

la partie profonde de la couche ovigère, les ovules primordiaux qui se sont développés le plus tôt, commencent à se transformer en ovules ovariens ». « Ces cellules s'enveloppent d'une couche de cellules qui forment la membrane granuleuse. »

Pour **Hoffmann**, comme pour **Waldeyer** et **von Mihalkovicz**, les cellules de l'épithélium folliculaire sont d'origine épithéliale, contrairement à l'opinion de **Holl**, qui les rattache au stroma ovarien.

Plus loin **Hoffmann** ajoute : « Si l'on suit maintenant les ovules dans la direction » de la partie profonde « vers le bord libre de l'ovaire, on trouve que leur diamètre diminue de plus en plus, pour passer à la fin, sans limites distinctes, dans une couche d'ovules primordiaux encore originelle. Les ovules primordiaux y sont encore en voie active de prolifération par karyokinèse, ce qui ne se rencontre jamais dans les ovules ovariens ». « Les invaginations du bord libre de l'ovaire sont partout revêtues d'un épithélium péritonéal. »

Ces constatations concordent avec mes recherches. Toutefois à l'époque vers laquelle se forment les follicules primordiaux chez le poussin, la période de multiplication a pris fin. Il pourrait en être autrement chez *Numenius arcuatus*, que je n'ai pas eu l'occasion d'examiner.

Hoffmann fait aussi la constatation suivante :

« Quand on examine le côté latéral et médial du bord libre de l'ovaire des embryons cités plus haut, on y trouve presque exclusivement des ovules primitifs; l'état embryonnaire de l'ovaire s'y est maintenu entièrement. »

Chez les Oiseaux on observe un fait analogue : les deux pôles, supérieur et inférieur, de l'ovaire sont toujours en retard de développement; chez le Poulet ce retard est beaucoup plus accentué que chez les Passereaux. A ce propos, **Hoffmann** se demande : « Quel est l'état des Oiseaux adultes à cet égard? Les restes de la couche des ovules primitifs se prolongent-ils? Une néoformation d'ovules ovariens a-t-elle lieu aussi chez les animaux adultes? »

A ces questions, je puis répondre que jamais je n'ai constaté cette persistance de la couche des ovules primitifs, ni chez le Poussin, ni chez les Passereaux.

Signalons enfin les travaux d'**Ed. van Beneden** (32) et de **Mertens** (19); parmi les ovules d'Oiseaux qu'ils ont eu l'occasion d'examiner, les plus petits sont déjà entourés d'un épithélium folliculaire.

Spermatogenèse chez les Oiseaux. — Deux auteurs se sont occupés de la spermatogenèse chez les Oiseaux : **Etzold** en 1890 chez *Fringilla domestica*, et tout récemment (1900-1902) **Loisel** chez *Passer domesticus*.

Etzold (4) décrit les spermatogonies comme des cellules présentant les caractères de la cellule au repos. Elles se divisent par mitose.

Les spermatocytes sont représentés par des cellules à noyau possédant un peloton très chromatique.

L'auteur ne peut trancher la question de savoir si cette structure est due à la persistance du peloton-fils des cellules-filles résultant de la dernière division des spermatogonies, ou bien si cette structure caractéristique ne se développe qu'après l'évolution régulière de la division mitosique.

Pour ce qui concerne l'oogenèse, la dernière interprétation est la vraie.

Etzold décrit aussi, parmi les spermatocytes, des cellules plus volumineuses à noyau clair au centre et possédant à la périphérie une charpente chromatique. Ces noyaux sont évidemment mes noyaux du type *h* (à cordon périphérique).

Comme on le voit, cet auteur n'insiste guère sur les modifications de structure du noyau des spermatocytes; il n'a vu que les noyaux du type *g* (à gros cordon) et les noyaux du type *h* (à cordon périphérique).

Dans son étude sur la spermatogenèse chez le Moineau domestique, conformément à ce qui se passe dans l'oogenèse, **Loisel** (6) constate que les cellules germinatives sont les « cellules-souches d'où dérivent d'abord les premières cellules séminales, les spermatogonies, ensuite une forme spéciale, la cellule de Sertoli ».

Les cellules germinatives du testicule possèdent, de même que les cellules indifférentes de l'ovaire, un noyau dont la chromatine est « divisée en petits granules ». Pour **Loisel**, les cel-

lules germinatives se diviseraient par amitose : dans un travail sur la préspermatogenèse, il figure en effet 3 noyaux montrant une apparence d'étranglement; mais nulle part il ne figure un étranglement évident et du noyau et du corps cellulaire. Si je m'en rapporte à ce qu'on observe dans l'ovaire d'embryons de Poulet, dans lesquels la division mitosique des cellules indifférentes est manifeste, je suis porté à croire que **Loisel** admet la division directe des cellules germinatives parce qu'il n'a pas observé de karyokinèses dans ces éléments. Conformément à ce qu'on observe dans l'oogenèse, au point de vue de l'aspect de l'oogonie et de celui de l'oocyte, l'auteur constate que « les jeunes spermatocytes, à leur naissance, ressemblent aux spermatogonies », au point qu'il est difficile de les distinguer les uns des autres. J'ai prouvé cependant que l'étude de leur structure intime rend cette distinction possible.

Dans l'évolution des spermatocytes de premier ordre, **Loisel** distingue quatre phases :

1° Une *phase de transition* : le jeune spermatocyte ressemble encore à la spermatogonie;

2° Une *phase de synapsis* : « les cellules grossissent en accumulant, surtout dans leur noyau, une masse de chromatine condensée ». « Le noyau est tellement chargé de chromatine qu'on ne peut plus rien distinguer dans sa structure. » « La membrane nucléaire a disparu. » « Chez le Moineau nous avons vu souvent cette condensation » de la chromatine « se faire en deux régions isolées du noyau et une divison cellulaire suivre cette condensation »;

3° Une *phase de repos* : « une substance liquide de plus en plus abondante apparaît dans le noyau, dissociant la chromatine et mettant ainsi en évidence le réseau chromatique; c'est ce qu'on peut appeler *phase de préparation à la cinèse*, ou encore phase de repos, parce qu'elle contraste avec la phase qui suit, celle de division »;

4° Une *phase de division* : l'auteur s'étend peu sur cette phase; il renvoie à ses figures 29 à 49.

Il se contente de constater que « cette division paraît se faire d'après le type hétérotypique de **Flemming** ».

Ayant eu l'occasion d'examiner des préparations de testicules de Moineau et de Pigeon, que je dois à l'obligeance de mon ami M. Laureys, j'y ai constaté l'existence dans les spermatocytes de plusieurs stades de noyaux ressemblant absolument aux types décrits plus haut dans les oocytes : des noyaux à synapsis typique, des noyaux à cordon uniformément réparti, des noyaux à cordon périphérique, des noyaux à cordon fendillé longitudinalement. Il ne m'a pas été donné d'observer d'autres types nucléaires, les canalicules des testicules examinés étant tous au même stade d'évolution.

Sous le nom de phase de préparation à la cinèse ou de repos, Loisel décrit probablement des éléments où le filament chromatique du synapsis commence à se déployer. Si je m'en rapporte à ses figures 29 à 33, je suis enclin à croire que dans la phase de division Loisel range tous les stades succédant au synapsis, sans insister suffisamment ni sur la structure ni sur la sériation des différentes étapes.

Quant aux noyaux du type *c*, existent-ils dans la spermatogenèse? Loisel les a peut-être rangés dans la phase de synapsis; sa figure 28 et plusieurs des figures de synapsis de la préspermatogenèse (6[e]), notamment les figures 60 et 66, semblent présenter des analogies avec de tels éléments.

Ajoutons, enfin, que dans l'oocyte on n'observe jamais de division amitosique lors du stade de synapsis.

Genèse des produits sexuels en général. — Je viens d'analyser assez fidèlement les travaux concernant l'oogenèse et la spermatogenèse chez les Oiseaux, au point de vue des analogies qu'ils présentent avec mes propres recherches. Je crois pouvoir me dispenser de signaler tous les mémoires se rapportant à cette étude intéressante, chez d'autres Vertébrés et chez les Invertébrés.

Pour la bibliographie complète, je renvoie aux excellents travaux, parus récemment, de von Winiwarter (1[a]) et de Schœnfeld (7[a]), et je me contenterai de citer les publications les plus récentes.

Von Winiwarter (1[a]) a étudié l'oogenèse chez la Lapine.

Période de multiplication : elle s'étend jusque 10 jours après

la naissance. A la surface d'un ovaire de 23 jours (embryon), existe une rangée de cellules épithéliales cylindriques « qui persistent avec les mêmes caractères durant tous les stades étudiés du développement de l'ovaire » ; leur noyau présente la structure du noyau au repos; toute la chromatine est concentrée en quelques masses volumineuses, d'où résulte « le peu de netteté de la membrane et du réticulum nucléaires ».

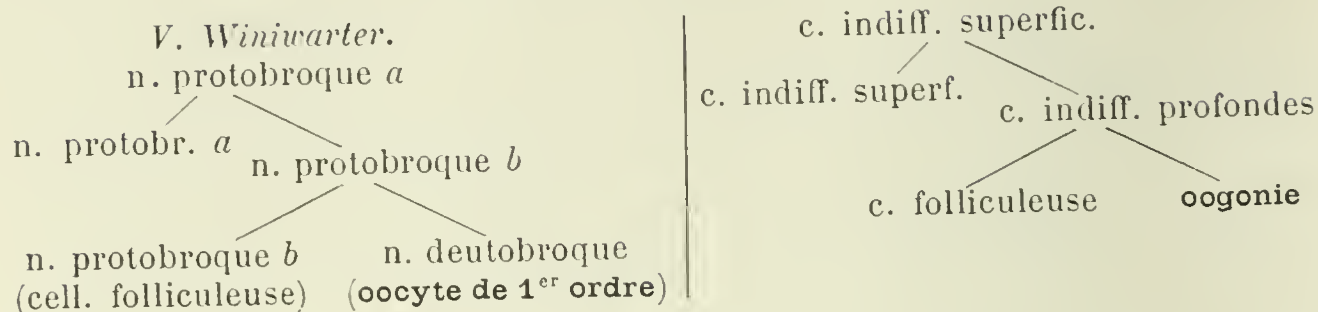
Ces noyaux, que l'auteur appelle noyaux *protobroques a*, correspondent aux noyaux de mes cellules indifférentes.

Ces cellules par division engendrent de nouvelles cellules *protobroques a*; quelques-unes de celles-ci deviennent des cellules à noyaux *protobroques b*; la structure de ces derniers est un peu différente : la chromatine est beaucoup moins condensée, de sorte que la membrane et le réticulum nucléaires sont plus visibles; cependant il existe encore deux ou trois masses chromatiques volumineuses. Ces noyaux se divisent à leur tour, engendrent de nouveaux noyaux *protobroques b*, dont quelques-uns sans se modifier engendrent les cellules folliculeuses, dont les autres se différencient et forment les noyaux *deutobroques*, c'est-à-dire les oocytes de 1er ordre.

Les noyaux *protobroques a* et *b* représentent seuls des oogonies; « une distinction originelle entre les deux catégories de noyaux *protobroques b* n'existe pas. Il est impossible de prévoir si tel ou tel noyau *b* est ovule ou cellule folliculeuse ».

Chez le Poulet, d'après mes recherches, la généalogie des éléments est plus simple : les *cellules indifférentes superficielles* se divisent; parmi les cellules issues, les unes restent à la surface de l'ovaire, les autres gagnent la profondeur pour constituer les *cellules indifférentes profondes*. Parmi les éléments issus de la division des cellules indifférentes profondes, les uns gardent leur structure (ce sont les *futures cellules folliculeuses*), les autres se différencient en *oogonies*.

Schéma comparatif.



Von Winiwarter observe également que dans les cellules folliculeuses les figures karyokinétiques sont rares, et que ces cellules sont logées toujours en plus grand nombre au fond des boyaux germinatifs.

Période d'accroissement : les noyaux deutobroques existent déjà à 23 jours (embryon).

« La période d'accroissement débute donc bien avant la naissance et surtout avant l'édification des follicules primordiaux. » Chez les Oiseaux, on constate un fait analogue : chez le Poulet les jeunes oocytes de 1er ordre existent déjà chez des embryons de 14 jours.

Voici, d'après **von Winiwarter**, les différentes modifications par lesquelles passe le noyau de l'oocyte de 1er ordre, jusqu'au moment de l'édification des follicules primordiaux; j'insisterai, au fur et à mesure de leur description, sur l'analogie qui existe entre les stades observés chez la Lapine et ceux signalés chez le Poulet.

Les noyaux *deutobroques* présentent une structure réticulée; sur la charpente achromatique sont disséminées de fines granulations chromatiques, surtout abondantes à la face interne de la membrane. Au centre même du noyau existent encore des masses chromatiques irrégulières et un nucléole entouré de filaments et de grains chromatiques.

Ces noyaux correspondent à mes noyaux *b*.

Bientôt la chromatine se répartit sur la charpente achromatique de façon à former « des filaments fins, grêles, moniliformes et très longs », qui bientôt remplissent uniformément la cavité nucléaire; ce sont les noyaux *leptotènes* ou à *spirème fin*; ils correspondent à mes noyaux *d*; cependant **von Winiwarter** n'y a pas observé de nucléole.

Mes noyaux *d* apparaissent environ 5 jours avant l'éclosion; chez la Lapine, les noyaux *leptotènes* apparaissent 2 jours après la naissance, comme les noyaux *synaptènes variété e*; dans ceux-ci les filaments se rétractent vers un des pôles du noyau, sous forme d'un grumeau, qui n'est pas une masse homogène de chromatine, mais qui « est formée d'une quantité de cordons enchevêtrés, produisant un véritable feutrage, qu'il est excessivement difficile, sinon impossible de déchiffrer ». A ce stade, **von Winiwarter** décrit une dualité des filaments, que je n'ai pas observée chez les Oiseaux dans les noyaux en synapsis. Il n'existe pas de nucléole. Lorsque les filaments se sont rétractés, on arrive aux noyaux *synaptènes variété f*.

Les noyaux *synaptènes* correspondent à mes noyaux *e*.

Bientôt le grumeau semble s'épanouir, il s'en détache des cordons chromatiques épais sous forme d'anses, dont la convexité est dirigée vers le centre du noyau, l'extrémité apparemment libre vers le grumeau (type *f*); toute la cavité nucléaire est bientôt remplie par un cordon chromatique épais (unique ou multiple?), constitué par des grains alignés les uns à la suite des autres; fréquemment on observe un nucléole dans ces noyaux, que l'auteur appelle *pachytènes*, et qui correspondent à mes noyaux *g*. **Von Winiwarter** attribue l'épaississement du cordon chromatique à l'accolement, dans les noyaux *synaptènes e*, de deux filaments primitivement distincts. Pour les Oiseaux, on ne peut admettre cet accolement.

Contrairement à mes observations, **von Winiwarter** ne trouve pas de dualité des filaments dans les noyaux *pachytènes*; la dualité existe, mais seulement pour certains microsomes et jamais pour le cordon chromatique lui-même.

Dans les noyaux *diplotènes*, existent manifestement des *segments chromatiques*, qui présentent une dualité évidente. Tantôt on n'observe qu'une mince bande claire; tantôt « le cordon unique sur une certaine étendue se dédouble, les deux filaments se séparent assez brusquement l'un de l'autre, puis se réunissent de même pour former de nouveau un cordon simple. Il en résulte sur le trajet des filaments chromatiques la formation de losanges ou anneaux plus ou moins allongés et ouverts ».

D'autres fois le dédoublement est plus complet. Sur des coupes superficielles, l'auteur a observé des segments chromatiques sous forme d'anneaux très allongés, repliés plus ou moins comme un pessaire ou tordus autour d'eux-mêmes, sous forme de huit de chiffre. Parfois la torsion est multiple et les deux filaments s'enroulent en spirale l'un autour de l'autre. Il existe toujours des nucléoles multiples, le plus souvent excentriquement placés. Ces noyaux se trouvent souvent dans des follicules primordiaux. Il est inutile d'insister sur l'analogie entre cette description et celle de mes noyaux *i*. Notons cependant une différence capitale : chez les Oiseaux, il n'existe pas de segments chromatiques isolés, mais un cordon chromatique fendillé longitudinalement en plusieurs endroits.

Au stade suivant, les noyaux, qui se trouvent toujours dans un follicule primordial, présentent un aspect réticulé. Voici comment l'auteur s'exprime : « La chromatine forme bien encore en beaucoup d'endroits des cordons manifestes, dont la dualité est apparente ; mais l'impression générale est qu'on a devant soi plutôt un noyau réticulé qu'un noyau contenant des segments chromatiques ». « A côté des cordons, existent des globules chromatiques isolés, des agglomérations irrégulières. » — « On ne peut donc pas dire que les noyaux dictyés soient de véritables noyaux réticulés au repos. Il existe toujours des restes de leur structure antérieure. »

Enfin, il faut ajouter que dans un ovaire de fœtus humain de 7 mois, dans lequel l'auteur a observé les stades décrits chez la Lapine, il n'a pas trouvé les noyaux *dictyés*, mais seulement une forme de transition vers ce stade.

Chez les Oiseaux, dans les noyaux *j*, qui devraient correspondre à ce stade *dictyé*, on ne trouve pas un vrai réticulum, mais un pseudo-réticulum.

Dans ses grandes lignes donc, les modifications que subit le noyau de l'oocyte de 1er ordre, au cours de l'oogenèse chez les Oiseaux, correspondent assez bien aux mêmes modifications observées chez les Mammifères ; il y a cependant quelques différences importantes.

1° Chez les Oiseaux, entre le stade de réticulum du jeune

oocyte (type *b*) et le stade de fin cordon (type *d*), il existe un stade intermédiaire : stade à chromatine centrale (type *c*).

2° Il n'existe pas de segments chromatiques isolés.

3° Chez les Mammifères, **von Winiwarter** ne peut élucider avec certitude l'origine des anneaux : proviennent-ils d'un accolement de deux filaments chromatiques primitivement distincts, ou bien d'un fendillement longitudinal? L'auteur penche pour la théorie de l'accolement, qui se fait dans les noyaux synaptènes. « De l'union des deux filaments résulte le cordon épais et moniliforme des noyaux pachytènes. La dualité qui se manifeste à nouveau ultérieurement n'est pas une division longitudinale, mais simplement un relâchement de deux filaments d'abord accolés. Les deux moitiés d'un même segment chromatique n'ont donc pas la même valeur, mais sont différentes. La prétendue division longitudinale est *l'expression de l'accolement antérieur de deux filaments distincts.* »

Chez les Oiseaux on peut constater le fendillement longitudinal avec toute la netteté désirable; il n'apparaît pas avant le stade pachytène (type *g*) : alors seulement il se produit et est très net.

4° L'oocyte ne rentre pas au repos, il n'y a qu'un pseudo-réticulum.

Von Winiwarter a aussi observé des phénomènes de karyolyse, aussi bien dans les oogonies que dans les oocytes.

M. Bouin (2) constate, chez *Rana temporaria*, comme chez les Oiseaux, la genèse aux dépens de l'épithélium péritonéal de deux espèces d'éléments : les petites cellules germinatives, qui constitueront plus tard les cellules folliculeuses, et les ovules primordiaux; ceux-ci après plusieurs divisions engendrent des cellules à réticulum chromatique très net, qui sont les oogonies. Après la dernière division des oogonies, le réticulum subit la pulvérisation chromatique; ces noyaux sont propres aux *oogonies de transition*; puis apparaît un boyau chromatique qui se résout à son tour. De cette façon prend naissance l'oocyte, à vésicule germinative possédant de nombreuses taches germinatives et un réticulum acidophile. L'auteur figure ces oocytes entourés d'un épithélium folliculaire. Ces modifications nucléaires depuis la dernière

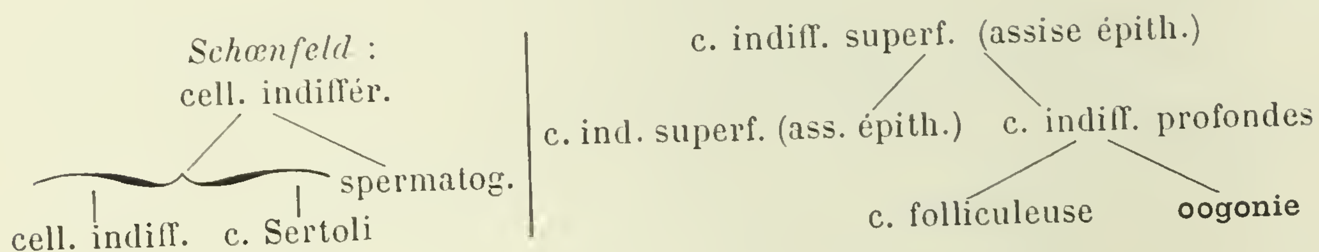
division des oogonies, appartiennent-elles incontestablement à des oogonies? Chez les Oiseaux et les Mammifères, la période d'accroissement débute longtemps avant l'édification du follicule primordial.

L'auteur a observé aussi que plusieurs oogonies, au lieu de se développer en oocytes, subissent la dégénérescence.

H. Schœnfeld (7[a]), dans son étude sur la spermatogenèse chez le Taureau et les Mammifères en général, signale plusieurs stades analogues à ceux décrits dans l'oogenèse des Oiseaux.

Il voit des cellules indifférentes se diviser; parmi les cellules issues de cette division, les unes restent cellules indifférentes; les moins nombreuses forment des cellules de Sertoli; d'autres deviennent des spermatogonies. *C'est la période de différenciation.* Son schéma de généalogie ressemble donc beaucoup à celui établi chez les Oiseaux, à part cette différence que chez ces derniers, il arrive un moment où les cellules indifférentes perdent leur fonction.

Schéma comparatif.



Les *spermatogonies*, dont le noyau présente des masses chromatiques centrales et des granulations chromatiques périphériques, après plusieurs divisions successives, engendrent les *spermatocytes de 1er ordre*. Le mode de formation du spirème chez le Taureau est notablement différent de celui propre aux Oiseaux : entre la masse chromatique centrale et les granulations périphériques du jeune spermatocyte, apparaissent des filaments de linine, le long desquels la chromatine émigre vers la périphérie du noyau; bientôt on assiste à la formation des corpuscules quadrijumeaux et à la disparition des filaments de linine. Durant tous ces stades, la chromatine est toujours plus amassée dans le pôle du noyau le plus voisin des corpuscules centraux; au stade des corpuscules quadrijumeaux, cette attraction s'ac-

centue : « il s'agit là d'une simple attraction de la chromatine sous l'influence des diplocentres ou du cytoplasme compact (idiozome de **Meves**) qui les entoure ». Entre les corpuscules quadrijumeaux qui s'alignent les uns à la suite des autres, apparaît un filament qui petit à petit se charge de chromatine aux dépens des corpuscules quadrijumeaux. C'est le spirème.

Les stades suivants rappellent beaucoup ceux trouvés chez les Oiseaux : stade de synapsis (typique); apparition du cordon chromatique épais, moniliforme; fendillement longitudinal du cordon; répartition régulière du cordon dans la cavité nucléaire; segmentation transversale et formation d'anneaux. Les anneaux sont surtout bien visibles sur des coupes tangentielles; parfois on observe leur enroulement sous forme de huit de chiffre.

Il faut aussi citer **Meves** (24[c]), qui, durant la genèse des « eupyrene Spermien » de *Paludina*, a vu l'auxocyte passer par les stades suivants : fin réticulum, fin peloton, gros peloton, fendillement longitudinal, segmentation transversale; soudure, raccourcissement, épaississement des segments : anneaux. Dans la genèse des « oligopyrene Spermien » les transformations de l'auxocyte sont beaucoup plus simples : réticulum chromatique, formation de chromosomes à la périphérie du noyau.

Andrea Giardina (10) dans son étude sur l'oogenèse chez un Insecte, *Mantis religiosa*, a observé des faits qui se rapprochent beaucoup de ceux que j'ai signalés chez les Oiseaux. Le noyau de l'oocyte se distingue de celui de l'oogonie par la présence d'un nucléole, d'un réticulum plus fin et de granulations chromatiques plus ténues (mes noyaux *b*). Aux dépens de ce réticulum se forme un fin spirème (mes noyaux *d*), se rétractant bientôt d'un côté du noyau sous forme d'un grumeau, qui n'est pas une masse homogène (mes noyaux *e*); à ce stade existe toujours un nucléole. Le cordon chromatique s'épaissit; il se forme des anses, des cordons moniliformes (mes noyaux *f*), qui remplissent bientôt toute la cavité nucléaire (mes noyaux *g*). Comme chez les Oiseaux, il ne se forme pas de segments chromatiques isolés, et l'épaississement du cordon chromatique au stade de synapsis est dû uniquement à son raccourcissement et à son épaississement.

Mais contrairement à ce qui se passe chez les Oiseaux, il ne s'observe pas de division longitudinale : le noyau reprend la structure réticulée. De plus les cellules folliculeuses seraient d'origine mésodermique. Chez le *Dytiscus marginalis*, **Giardina** décrit des phénomènes particuliers. Le noyau de l'oogonie comprend deux parties distinctes : une masse chromatique compacte, occupant une moitié du noyau et un réticulum occupant l'autre moitié. Lors de la division, le réticulum se répartit comme dans les mitoses ordinaires aux deux cellules-filles; la masse chromatique compacte passe entièrement dans une cellule privilégiée qui constitue l'oocyte.

Giardina désigne cet état spécial du noyau sous le nom de *synapsis différentiel.*

Lors de la métamorphose des oocytes de 1er ordre, la masse compacte engendre un réticulum ; la partie réticulée du noyau, au contraire, entre en synapsis typique, aux dépens duquel se forme plus tard le peloton chromatique.

F. A. Janssens (23) chez les Tritons et **Raoul de Sinéty** (22) chez les Phasmes, décrivent dans le noyau du spermatocyte de 1er ordre la formation d'un peloton; celui-ci entre en synapsis et il s'en détache des anses qui finissent par remplir complètement la cavité nucléaire. Dans le cordon chromatique apparaît une première division longitudinale, puis une segmentation transversale, enfin une deuxième division longitudinale.

Dans son mémoire sur les Collemboles, **Lécaillon** (21) parle en passant de l'oogenèse : il a observé des noyaux au stade de synapsis, et dans un stade ultérieur des chromosomes grêles et nombreux, qui se placent périphériquement pour former des tétrades.

Paulcke (30) chez l'Abeille et **Woltereck** (31) chez les Cyclops ont observé également des noyaux du stade de synapsis. Mais pour eux les éléments qui ont passé par cette phase ont perdu la propriété de se diviser par mitose; ils se diviseront plus tard par amitose pour engendrer les futures cellules vitellogènes.

6. *Appendice.*

Court aperçu sur les transformations de la vésicule germinative au début de la période d'accroissement « intra-folliculaire » (Pl. V, fig. 63 à 67; Pl. VI, fig. 68 et 69).

Comme je l'ai fait remarquer au commencement de mon exposé, je ne comptais nullement m'occuper des transformations de l'oocyte entouré d'un épithélium folliculaire; mais ces transformations, au début de la période d'accroissement intra-folliculaire, me paraissent si importantes et si intéressantes que je crois bon de les décrire brièvement.

Les observations suivantes ne se rapportent qu'à des ovaires de Poussins dont l'âge ne dépasse pas vingt jours.

De six à vingt jours après l'éclosion, la vésicule germinative augmente progressivement en volume et subit une série de modifications. On peut les classer en 4 stades.

Dans un premier stade, la structure de la vésicule germinative ne diffère pas essentiellement de celle décrite comme type *j* : il existe un ou plusieurs nucléoles chromatiques à position excentrique, et un appareil chromatique constitué par une série de losanges, d'anneaux reliés les uns aux autres. Son volume est devenu plus considérable et ses diverses parties constituantes ont subi un accroissement en rapport avec cette augmentation de volume.

Dans un second stade (Pl. V, fig. 63 et 64), on constate l'épaississement des anneaux de la chaînette chromatique, grâce auquel leur aspect variqueux, à peine indiqué aux stades précédents, se montre ici avec toute la netteté désirable. Chose curieuse, cet épaississement entame toujours d'abord les portions chromatiques siégeant au centre du noyau, pour s'étendre de là aux parties périphériques. Pour s'en convaincre, il suffit d'examiner la série des coupes d'un même noyau : les coupes les plus superficielles, tangentielles (Pl. V, fig. 63) montrent des anneaux grêles; les coupes passant par le milieu du noyau, plus centrales (Pl. V; fig. 64), des anneaux épais et variqueux.

Parfois on trouve dans une même coupe de noyau des anneaux

grêles et épais (Pl. V, fig. 65). A ce stade, le ou les nucléoles ont sensiblement augmenté en volume.

En faisant une étude comparative des coupes superficielles de noyaux de ce stade et des coupes de noyaux du type *j* (par exemple Pl. V, fig. 60 et 63), on acquiert facilement et rapidement la conviction que les noyaux du type *j* ne présentent pas de réticulum. La structure, à part les différences de proportions, est absolument la même : il s'agit toujours d'anneaux reliés les uns aux autres, d'une chaînette chromatique entortillée. Sur des coupes favorables on trouve parfois des tronçons relativement longs de la chaînette, formés de 4 ou 5 anneaux reliés les uns aux autres (Pl. V, fig. 65).

Le hasard de la coupe engendre pourtant des images fort différentes : les anneaux sont tantôt isolés, tantôt réunis; parfois on observe des moitiés d'anneaux, ou des tronçons chromatiques isolés.

Lorsque l'épaississement s'est étendu à toute la chaînette chromatique, il en résulte un troisième stade (Pl. V, fig. 66 et 67), caractérisé aussi par l'apparition d'un suc nucléaire plus compact, plus dense et parsemé de fines granulations chromatiques.

Vers cette époque on constate aussi pour la première fois autour du noyau l'existence d'une double membrane : une sorte de membrane cytoplasmique interne, très nette, à double contour, et une membrane très fine, plutôt une pellicule, à contour simple, une condensation du suc nucléaire périphérique. C'est à l'existence de cette double membrane qu'il faut attribuer probablement la rétraction du noyau si fréquente à ce stade. Sur des pièces fixées d'une manière irréprochable cette rétraction ne s'observe pas. Là où elle existe, les deux membranes s'observent avec toute la netteté désirable et circonscrivent un espace périnucléaire, plus ou moins large, suivant le degré de rétraction purement artificielle (Pl. VI, fig. 68).

A l'augmentation du suc nucléaire succède une nouvelle transformation qui donne à la vésicule germinative un aspect particulier (Pl. VI, fig. 68) : l'appareil chromatique se concentre vers les parties centrales du noyau, en laissant libre une zone

corticale assez large, occupée exclusivement par le suc nucléaire parsemé de granulations chromatiques.

La configuration de l'appareil chromatique reste toujours la même : elle est représentée par des anneaux épais et variqueux réunis à la file les uns aux autres. A ce moment la vésicule germinative atteint un volume notable ; la chaîne chromatique s'est déployée et étalée sur une plus grande étendue ; ce déploiement s'accentue graduellement et il devient de plus en plus difficile de démontrer la continuité, incontestable pourtant, des différents anneaux de la chaîne (Pl. VI, fig. 69). Le nucléole est devenu très volumineux et bientôt apparaissent sur les varicosités des anneaux de fins prolongements, qui s'étendent dans le suc nucléaire suivant une direction plus ou moins perpendiculaire à leur surface d'insertion. L'ensemble de ces prolongements donne aux anneaux un aspect plumeux, barbelé.

Ces noyaux à anneaux plumeux (Pl. VI, fig. 69) existent déjà en très grand nombre dans l'ovaire adulte ; ils présentent une structure analogue à celle signalée par plusieurs auteurs : **Flemming** (29), **Rabl** (33), **Holl** (8), **Rückert** (38), **G. Born** (34), **E.-O. Jordan** (35), **J.-B. Carnoy** et **Lebrun** (37), **O. Van der Stricht** (26[a]), Mlle **Loyez** (36), **Waldeyer** (11[b]).

En résumé, on peut dire que de six à vingt jours après l'éclosion, la constitution de l'appareil chromatique ne diffère pas essentiellement de celle des noyaux du type *j* : il s'agit toujours d'une chaînette chromatique, qui se déploie au fur et à mesure que progresse le développement de l'oocyte, et dont les différents anneaux grandissent, deviennent d'abord variqueux, finalement plumeux.

De la description précédente se dégage la conclusion, que durant la partie de la période d'accroissement intra-folliculaire, s'étendant jusqu'à vingt jours après l'éclosion, le noyau de l'oocyte de 1[er] ordre ne rentre pas à l'état de repos.

Deuxième partie. — Le corps vitellin de Balbiani.

1. *Description.*

Pour l'étude du corps vitellin de Balbiani, j'ai employé exclusivement des pièces fixées à la liqueur de Hermann; la valeur de celle-ci pour l'étude de cet élément est reconnue par plusieurs auteurs.

Toutes les préparations ne montrent pas cependant ce corps avec la même netteté : dans les unes on le devine à peine, dans d'autres, au contraire, il apparaît en noir foncé sur le fond clair du cytoplasme.

Quand on examine un ovaire d'un embryon de Poulet, de 18 jours par exemple, on remarque dans le lobe protoplasmique (engendré par la position excentrique du noyau) de chaque oocyte, une masse en forme de croissant (p. ex. Pl. V, fig. 30 et 31), dont l'aspect foncé tranche sur la couleur claire du cytoplasme environnant. Le bord concave du croissant est intimement appliqué sur la membrane du noyau; le bord convexe, le plus souvent très régulier, est entouré de toutes parts par le cytoplasme. Les pointes du croissant sont mousses; jamais le croissant n'entoure plus de la moitié de la circonférence du noyau.

On retrouve cette formation dans tous les oocytes, depuis le stade de repos jusqu'à la formation du follicule primordial. Dans les jeunes ovules, les dimensions du croissant sont légèrement plus petites; dans les plus âgés, elles deviennent plus grandes.

Le croissant n'est pas homogène; il comprend trois zones nettement distinctes. Pour bien se rendre compte de cette structure, il faut des coupes faites dans un plan perpendiculaire au plan, suivant lequel le croissant s'applique sur la surface du noyau (Pl. IV, fig. 22, 24, 25 et d'autres). On remarque alors :

Une zone *centrale* foncée, compacte, large et bien arrondie; sur des préparations réussies, on décèle dans cette zone un *corpuscule* (parfois 2), dont la position est centrale ou plus ou moins excentrique, et qui se colore en rouge sombre par la

safranine, en noir par l'hématoxyline ferrique (Pl. V, fig. 22, 25 *bis*, 27);

Une zone *intermédiaire*, sous forme d'un mince anneau ayant la même teinte que le cytoplasme. Entre la membrane du noyau et la périphérie de la zone centrale, cette zone intermédiaire est parfois très mince (Pl. V, fig. 26 et 29), ou même absente; dans ce dernier cas, la zone centrale touche le noyau suivant une surface plus ou moins grande (Pl. V, fig. 22, 27, 32, 35, 38);

Une zone *externe*, aussi sombre et aussi dense que la zone centrale, forme la troisième couche; ses parties latérales sont toujours très larges, sa partie médiane se réduit parfois à une mince bandelette (Pl. V, fig. 27 et 29) ou est même interrompue (Pl. V, fig. 22, 24, 25, 26, 30, 39). Dans ce dernier cas, la zone externe est constituée de deux blocs latéraux.

D'ailleurs, l'épaisseur de cette zone est en rapport avec l'obliquité du plan suivant lequel le croissant a été entamé par le rasoir; si la coupe est très oblique, on voit exclusivement la zone externe (Pl. V, fig. 28 et 31); si la coupe est moins oblique, on voit une zone externe large et des parties d'épaisseur variable des zones centrale et intermédiaire.

Le corps intra-protoplasmique que je viens de décrire et que je considère comme le corps de Balbiani, peut encore se présenter sous un autre aspect. Dans certains oocytes, dont le noyau n'a pas été intéressé par la coupe, il occupe le centre de l'aire protoplasmique et se présente de la façon suivante (Pl. V, fig. 33) : une zone centrale foncée, avec corpuscule; une zone intermédiaire claire et une zone externe foncée, très large et arrondie. Les bords de la zone externe sont souvent irréguliers, anfractueux. Ces images correspondent à des sections transversales du corps vitellin, faites suivant un plan parallèle à sa surface d'application sur le noyau.

D'après la description qui précède, il faut se représenter le corps de Balbiani des Oiseaux comme un hémisphère dont la surface correspondant au plan équatorial serait creusée d'une excavation pour loger le noyau. On peut aussi se le représenter comme une calotte coiffant le noyau : une calotte épaisse renfermant vers son centre deux petites sphères emboîtées l'une dans l'autre.

Il y a lieu de se demander si toutes les parties constituantes de cette formation représentent le corps de Balbiani. Par analogie avec ce que j'ai trouvé antérieurement (27) dans un ovaire de Mésange adulte, je considère les zones centrale et intermédiaire comme représentant le véritable noyau de Balbiani, la zone externe comme correspondant à ma masse vitellogène (27), à la couche palléale de **Van Bambeke** (25[b]), à la couche vitellogène de **Van der Stricht** (26).

Cette manière de voir est confirmée par l'analogie complète de structure existant entre la formation que je viens de décrire et le corps vitellin de la Femme et de l'Araignée, décrit par M. le Prof. **Van der Stricht** (26). D'après ce dernier, le corps de Balbiani est représenté par un élément arrondi, constitué par deux zones : une zone centrale foncée renfermant un ou deux corpuscules centraux et une zone externe claire. Cet élément siège au sein d'une masse compacte, volumineuse, la *couche vitellogène.*

Pour ce qui concerne la signification morphologique du corps de Balbiani de l'oocyte de Poulet, je répéterai ici les paroles de **Van der Stricht** dans son étude sur l'oocyte humain : « Il est incontestable qu'au point de vue morphologique le noyau vitellin présente une ressemblance frappante avec la sphère attractive. Au sein de la couche vitellogène on trouve en effet une masse centrale, se colorant en rouge par la safranine (cela n'est pas le cas chez les Oiseaux), et pouvant renfermer une ou deux granulations centrales. Elle correspond évidemment au centrosome de **Boveri**, ou bien au corpuscule central, plus la zone médullaire de la sphère attractive de **Van Beneden**. La couche pâle, parfois striée, environnante est l'homologue de la couche corticale de cette sphère. La couche vitellogène peut être comparée à la région astéroïde de cette sphère... » Et il ajoute cette remarque très juste : « Mais pour établir avec toute la certitude voulue cette homologie, il nous semble que nos recherches sont incomplètes. Il faudrait ou bien pouvoir établir que le noyau vitellin provient de la sphère attractive persistant après la dernière division des oogonies, ou bien qu'elle engendrera la sphère attractive du premier fuseau de maturation. »

Il m'est facile de répondre au premier de ces deux desiderata.

Une réponse irréfutable consisterait, me semble-t-il, dans la démonstration des trois thèses suivantes :

1° L'existence du corps vitellin dans les oogonies au repos;

2° Lors de la division des oogonies, la genèse des sphères attractives de la figure de division aux dépens de ce corps;

3° Après la division des oogonies, la réapparition de cet élément dans les tout jeunes oocytes, dans lesquels il persiste et se développe graduellement durant le début de la période d'accroissement.

La 3e thèse me paraît suffisamment établie, puisque j'ai démontré l'existence du corps de Balbiani, entouré de sa couche palléale, dans tous les oocytes de la période d'accroissement extra-folliculaire. Aux stades ultérieurs, j'ai toujours retrouvé la masse vitellogène (Pl. VI, fig. 76), au sein de laquelle on parvient à voir exceptionnellement le vrai corps vitellin.

Parfois on n'observe qu'un volumineux corpuscule (Pl. VI, fig. 75) : la zone centrale.

Chez la Mésange adulte (*Parus major*), j'ai cependant décrit cet élément avec sa structure caractéristique (27).

Quant au premier point, concernant l'existence du corps vitellin de Balbiani dans les oogonies, personne n'a constaté ce fait dans l'oogenèse des Vertébrés ou des Invertébrés.

Chez les Oiseaux, où le deutoplasme de l'œuf atteint une importance si considérable, on le voit apparaître avec toute la netteté désirable, formé de toutes ses parties constituantes décrites plus haut, dans les oogonies au repos (Pl. IV, fig. 12 et 13). Sa structure est la même que dans les oocytes; ses dimensions sont cependant un peu moindres. On peut l'observer déjà dans les oogonies en voie de formation (Pl. IV, fig. 10 et 11).

J'ai déjà signalé plus haut que sa présence fournit un criterium de diagnostic différentiel entre la jeune oogonie et la cellule indifférente. Dans la jeune oogonie, le corps de Balbiani présente des dimensions inférieures à celles qu'il possède dans l'oogonie développée; au lieu d'un croissant, on aperçoit une petite masse compacte, triangulaire, adjacente au noyau, dans

laquelle on trouve un corps arrondi central, foncé, entouré d'un mince anneau clair.

Examinons enfin la deuxième thèse, incontestablement la plus difficile à démontrer.

Quand il s'est agi de la question de déterminer à quels éléments il faut rapporter les figures de division qu'on trouve dans les jeunes ovaires, j'ai signalé que, dans le cytoplasme des oogonies en voie de division, on aperçoit toujours une masse compacte qui se divise en même temps que le protoplasme.

Le moment est venu d'étudier cette formation de plus près. Elle engendre des images variables d'après le stade de la division. Au début, lors de la prophase, la couche vitellogène s'allonge et s'étend autour de la membrane nucléaire (Pl. IV, fig. 15 et 16). Au stade de la plaque équatoriale (Pl. IV, fig. 15 et 18) et de la métacinèse (Pl. IV, fig. 19), elle forme autour de la figure de division un anneau cytoplasmique dense, compact, assez large et à contours irréguliers. Le plus souvent cependant cet anneau n'est pas continu, il est interrompu en plusieurs endroits (Pl. IV, fig. 19); d'autres fois la couche vitellogène est moins étalée, et figure des segments d'anneaux plus épais; le plus souvent on trouve pourtant de petites travées irrégulières, interrompues, de substance compacte, dont la forme et la grandeur sont très variables, et qui sont disposées suivant une ligne circulaire autour de la mitose (Pl. IV, fig. 18).

On aperçoit ces images aussi bien sur des vues polaires (Pl. IV, fig. 15) que sur des vues de profil (Pl. IV, fig. 18 et 19). La couche palléale a donc une tendance à s'étaler sous forme d'une enveloppe discontinue autour de la figure de division, en délimitant une mince bordure de cytoplasme central, d'une zone protoplasmique périphérique plus épaisse; ces deux zones protoplasmiques sont largement en continuité l'une avec l'autre à travers les trous plus ou moins nombreux et plus ou moins larges de cette enveloppe.

Au stade de la métacinèse, à mesure que les chromosomes-filles s'écartent, l'anneau compact tend à s'étirer au niveau de la région équatoriale de la cellule; il s'étrangle et se scinde en deux (Pl. IV, fig. 20).

Lors de l'anaphase, lorsque le cytoplasme se divise, cette segmentation de l'anneau est manifeste, et, quand la division cellulaire est achevée, on trouve dans chacune des cellules-filles, encore adhérentes l'une à l'autre, une masse compacte, correspondant à une moitié de l'anneau déjà plus condensée, située dans le voisinage de la partie chromatique (Pl. IV, fig. 21).

Au stade de la reconstitution des noyaux-filles, cet amas reprend sa forme semi-lunaire caractéristique, et s'accole au noyau.

On assiste donc à tous les stades de la division de cette formation cytoplasmique compacte, dont l'aspect ressemble tant à celui de la couche palléale du corps de Balbiani, que je n'hésite pas à l'identifier avec cette dernière. D'ailleurs la genèse de l'anneau aux dépens de la couche palléale prouve clairement cette identité.

Il résulte de là, que lors de la division des oogonies, la couche palléale se segmente et se répartit dans les deux cellules-filles.

Quel est le sort du corps vitellin proprement dit, lors de la division des oogonies? Pendant la phase du peloton-mère, on n'en aperçoit malheureusement pas de traces; plus tard au stade d'étoile-mère, on observe aux deux pôles de la figure achromatique un corpuscule central (Pl. IV, fig. 18), dont la forme, la dimension et la colorabilité sont identiques à celles du corpuscule central du corps de Balbiani; autour du corpuscule central ne s'observe aucune zone cytoplasmique différenciée, à part quelques amas de l'anneau vitellogène.

On le voit donc, les corpuscules centraux et les sphères attractives des figures de division homœotypique des oogonies de Poulet sont très ténus, et pour ce motif difficiles à poursuivre à tous les stades de la mitose. Au stade de la prophase surtout, on les distingue fort mal.

Schœnfeld (7^b) a rencontré des difficultés analogues, au stade de l'apparition des figures de division dans les spermatocytes de 1er et de 2e ordre, au moment où les corpuscules centraux quittent l'idiozome pour se porter aux deux pôles du fuseau de maturation. Il n'en est pas moins vrai cependant que, grâce aux belles recherches de **Meves** (24^b), on sait que les centrosomes

persistent au milieu des fragments de l'idiozome et se portent aux deux pôles de la figure achromatique.

On doit admettre, me semble-t-il, que le corpuscule du corps de Balbiani se comporte d'une manière analogue, lors des divisions des oogonies. J'avoue cependant que cette partie de ma démonstration présente une petite lacune, due probablement au matériel lui-même et à la défectuosité de nos moyens fixateurs et colorants.

La persistance de la couche palléale, d'une part; la disparition du corps vitellin et la ressemblance des corpuscules centraux de la figure achromatique avec les corpuscules centraux de cet élément, d'autre part; me permettent de dire, presque avec toute certitude, que le corps vitellin fournit, sinon les sphères attractives, du moins les corpuscules centraux de la figure de division de l'oogonie.

Il me semble inutile d'insister beaucoup sur l'analogie de structure qui existe entre l'idiozome des spermatocytes (engendrant plus tard l'acrosome et la coiffe céphalique du spermatozoïde) et la zone centrale arrondie du corps de Balbiani. Les deux présentent le même aspect compact et dense, existent dans le voisinage du noyau, et renferment pour les spermatocytes, comme pour les oocytes, un centriole. D'après Meves (24 [b]), l'idiozome des spermatocytes ne participe point à la genèse de la figure achromatique; on vient de voir que la zone centrale arrondie du corps vitellin des oogonies, se comporte d'une manière analogue, à un stade plus précoce, il est vrai, de l'oogenèse. L'idiozome engendrera plus tard certaines parties constituantes bien déterminées du cytoplasma du spermatozoïde. La zone centrale du corps de Balbiani nous est encore inconnue quant à son rôle. Il résulte de ces considérations que, au point de vue morphologique, la zone centrale du corps vitellin de l'oocyte paraît bien correspondre à l'idiozome du spermatocyte.

Quant à sa signification physiologique, nous le répétons, elle nous est encore totalement inconnue.

Pour ce qui concerne la couche palléale du corps de Balbiani, n'a-t-elle point son homologue dans le « Mitochondrienkörper » décrit par Meves (24 [a]) dans la spermatogenèse?

Le corps mitochondrial se présente sous forme d'un amas de granules intensément colorables, au début irrégulièrement distribués dans le cytoplasme ; plus tard ces grains forment des petits anneaux, des petites chaînettes, siégeant plus spécialement dans le voisinage de l'idiozome.

La couche palléale est une couche foncée, entourant intimement la zone centrale du corps de Balbiani (qui est l'homologue de l'idiozome) et pouvant renfermer (27) des formations chromatiques particulières, des pseudo-chromosomes. Lors de la division des spermatocytes, la couche mitochondriale se divise en même temps que le cytoplasme ; dans les oogonies en division la couche vitellogène subit un phénomène analogue.

Le Mitochondrienkörper formera plus tard le filament spiral de la queue du spermatozoïde ; la couche vitellogène paraît, d'après **Van der Stricht**, jouer un rôle considérable dans la genèse du vitellus nutritif. Chez les Oiseaux, à œufs méroblastiques, ce rôle doit être plus important encore que pour d'autres œufs plus pauvres en vitellus nutritif ; aussi le corps de Balbiani entouré de sa couche vitellogène fait-il son apparition non pas dans les oocytes, mais déjà dans les oogonies.

Le corps vitellin de Balbiani chez les autres Oiseaux. — Dans un ovaire de *Turdus merula* de 6 jours après l'éclosion, fixé à la liqueur de Flemming, on constate à l'intérieur de certains oocytes, en contact avec le noyau, une masse compacte correspondant à la couche palléale (Pl. VI, fig. 69^2 et 71). Dans d'autres oocytes, surtout au stade du fendillement longitudinal du peloton chromatique, on observe, dans le voisinage du noyau, un volumineux corpuscule coloré en bleu foncé par l'hématoxyline de Heidenhain (Pl. VI, fig. 70). Il représente probablement l'idiozome ou corps de Balbiani.

2. *Littérature concernant le corps vitellin de Balbiani durant les premières phases de l'oogenèse.*

Chez les Oiseaux, le corps vitellin n'a pas encore été signalé au stade du développement de l'œuf, dont il vient d'être question.

Mertens (19), dans son travail « Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'ovule des Mammifères et des Oiseaux », arrive à la conclusion que sous le nom de noyau vitellin de Balbiani, on a décrit, chez les Oiseaux et les Mammifères, deux éléments bien différents, qu'on peut trouver simultanément dans un même ovule :

1° Des éléments d'origine nucléaire qu'on trouve à l'intérieur du vitellus;

2° La sphère attractive, que l'auteur décrit comme une masse compacte accolée au noyau, — la couche palléale de Van Bambeke (25) ou la couche vitellogène de Van der Stricht (26) — et dans laquelle on peut déceler un corpuscule central.

Ainsi que je l'ai fait remarquer antérieurement (27) et comme il ressort des considérations précédentes, je ne puis admettre que la couche vitellogène corresponde à la sphère attractive.

Ce qui est important à noter, c'est que l'auteur a vu ces sphères attractives dans des ovules primordiaux d'un Chat nouveau-né, dans des ovules plus développés et dans des éléments en mitose. Je ne sais si parmi les ovules primordiaux à l'état de repos, l'auteur a décrit des oogonies, quoiqu'il ait figuré des éléments très jeunes sur la nature ovulaire desquels il n'ose se prononcer.

Quant aux Oiseaux, Mertens n'a pu disposer d'ovaires assez peu développés pour permettre l'examen des ovules primordiaux; tous les ovules examinés sont déjà entourés d'un épithélium folliculaire.

Gurwitsch (20) a tâché de démontrer l'homologie du corps vitellin et de la sphère attractive. Il a étudié des ovaires de Cobaye nouveau-né et de 12 jours.

Complètement développé (ovaire de 12 jours après la naissance), le corps vitellin se présente dans les oocytes sous forme d'un corps arrondi, parfois allongé, dont les contours tranchent nettement sur le cytoplasme environnant, et qui se trouve dans le voisinage du noyau. Il est formé d'une substance homogène, qui très souvent est divisée en deux zones, une interne et une externe, par un anneau clair.

Cette description a beaucoup d'analogies avec celle du corps

vitellin des Oiseaux. **Gurwitsch** essaie de démontrer l'homologie entre le corps de Balbiani et la sphère attractive, en se basant sur la genèse même du corpuscule central de cet élément, aux dépens du centrosome de la figure de division précédente.

En examinant les figures de l'auteur et en tenant compte de son texte, il est évident qu'il confond des oogonies et des oocytes. Il figure incontestablement une oogonie en mitose, mais nulle part il ne représente ni ne décrit des oocytes très jeunes résultant de la dernière division d'une oogonie-mère, et démontrant la genèse du corps de Balbiani aux dépens du centrosome de l'oogonie.

Von Winiwarter (1[a]), chez la Lapine, fait remarquer que le corps vitellin « se rencontre déjà au stade de 10 jours dans le corps protoplasmique de cellules à noyaux pachytènes, mais on le trouve surtout dans les cellules à noyaux diplotènes et dictyés ». Il apparaît là comme « un petit corps sphérique... entouré d'un espace clair ».

Et il ajoute : « Je n'ai aucune observation relative à sa genèse, et j'ignore s'il se développe au sein de la masse sombre en forme de croissant, qui existe généralement appliquée contre les noyaux synaptènes *e* et *f* et pachytènes ».

Dans un travail ultérieur (1[b]), **von Winiwarter** fait observer que la masse sombre en forme de croissant se trouve toujours du côté de la membrane nucléaire, où la chromatine s'est amassée en synapsis, et qu'elle ne représente pas la couche où naît le corps de Balbiani. Il y découvre « stets zwei dunkle, nicht immer intensiv gefärbte Körner ». Il désigne cette formation, qui n'existe pas dans les oogonies, sous le nom d'idiozome et la considère comme toute distincte du corps de Balbiani, apparaissant dans des ovaires plus âgés (4 semaines). Chez la Femme, au contraire, il trouve le corps de Balbiani dans des oocytes à noyaux diplotènes et déjà entourés d'un épithélium folliculaire; il le considère comme l'homologue du Nebenkern des cellules séminales, et le décrit à peu près de la même façon que M. le Prof. **Van der Stricht** (26). Sa description se rapproche beaucoup de celle du corps de Balbiani des Oiseaux :

Une *zone palléale*, entourant le corps sur une partie de son pourtour, striée concentriquement ou granuleuse, remplissant parfois tout le corps cellulaire;

Le *corps de Balbiani* lui-même est formé d'une *zone interne* avec un ou plusieurs corpuscules colorés par l'hématoxyline ferrique et d'une *zone externe* plus foncée et plus volumineuse.

Dans cette dernière zone, **von Winiwarter** a découvert — et depuis lors, M. le Prof. **Van der Stricht** me les a montrées également — « des espèces de spicules plus ou moins fortement colorées et présentant un certain nombre de nodosités. »

Conformément aux conclusions de **Van der Stricht** il admet l'analogie du corps de Balbiani avec une sphère; il ne peut toutefois prouver sa genèse aux dépens de la sphère attractive de l'oogonie.

M. **Bouin** (2), chez *Rana temporaria*, décrit dans les oogonies de transition une masse cytoplasmique compacte et dense, accolée au noyau; dans les oocytes, elle se présente sous forme d'un croissant dans lequel l'auteur a observé des granulations chromatiques.

Dans les oocytes (et aussi dans les spermatocytes de 1er ordre de *Mantis religiosa*, **Andrea Giardina** (10) a mis en évidence, au stade de synapsis, un épaississement cytoplasmique, du côté de la membrane nucléaire où la chromatine s'est amassée. Dans les oocytes, il a vu au sein de cette masse un ou plusieurs granules intensément colorés. Considérer cette formation comme une sphère attractive serait, d'après lui, une interprétation purement arbitraire.

Liste des auteurs cités.

1. H. von Winiwarter. — *a*) Recherch. sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammif. (Lapin et Homme). *Arch. Biolog.*, t. XVII, 1900; — *b*) Nachtrag zu meiner Arbeit über Oogenese bei Säugethiere. *Anat. Anz.*, Bd XXI, n° 15; 1902.
2. M. Bouin. — Histogenèse de la glande génit. femelle chez *Rana temporaria*. *Arch. Biol.*, t. XVII, 1900.
3. Henneguy. — Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des Vertébrés. *Journ. Anat. et physiol. norm. et patholog.*, t. XXIX.

4. Etzold. — Die Entwickelung der testikel von *Fringilla domestica* von der Winterruhe bis zum Eintritt der Brunst. *Zeitzch. f. wiss. Zool.*, Bd LII, 1891.

5. C. de Bruijne. — La cell. folliculeuse du testicule d'*Hydrophilus piceus*. *Comptes rendus de l'Anat. Geselsch. à Gand*; 1897, p. 115.

6. G. Loisel. — *a*) Le fonctionnement des testicules chez les Oiseaux. *Comptes rendus des séances de la Soc. d. Biol.*, 1900, avril; — *b*) Le noyau dans la division directe des spermatogonies. *Comptes rendus des séances de la Soc. d. Biol.*, janvier, 1900; — *c*) Cellules germinatives; ovules mâles; cell. de Sertoli. *Comptes rendus de l'Acad. d. Sciences*, Paris, 1900, décembre; — *d*) Études sur la préspermatogenèse chez le Moineau domestique. *Journ. Anat. et Physiol.*, 1900; — *e*) Études sur la préspermatogenèse chez le Moineau domestique. *Journ. Anat. et Physiol.*, 1901, t. XXXVII, n° 2; — *f*) Études sur la préspermatogenèse chez le Moineau dom. *Journ. Anat. et Physiol.*, 1902, t. XXXVII, n° 2.

7. H. Schoenfeld. — *a*) Spermatogenèse chez le Taureau et les Mammif. en général. *Arch. Biol.*, t. XVIII, 1901; — *b*) Spermatogenèse chez le Taureau. Communicat. prélimin. *Bibliogr. Anat.*, fascic. 2, 1900.

8. Holl. — Ueber die Reifung der Eizelle des Hühn's. *Sitzb. d. K. Akad. d. W. Wien*, Bd XCIX, 1890.

9. M. Heidenhain. — Ueber die Centralkapseln und Pseudo-chromosomen, sowie über ihr Verhältniss zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. *Anat. Anz.*, Bd XVIII, 1900.

10. A. Giardina. — Sui primi stadii del' oogenesi et principalmente sulle fasi di sinapsi. *Anat. Anz.*, Bd XXI, 10/11.

11. Waldeyer. — *a*) Eierstock und ei. Leipsig, 1870; — *b*) Handbuch der Vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere; 9te, 10te u. 11e Lieferung.

12. Rathke. — Entwickelung der Geschlechtstheile der Fische, der Amphibien, der Vögel, der Säugethiere. Neueste Schrift. *Naturf. Geselch Dantzig*. H. 4.

13. Bornhaupt. — Untersuchungen über die Entvickelung des Uro-genitalsystems beim Hühnchen. Riga. Inaugural Dissertation.

14. Schmiegelow. — Studier over testis og epididymis udvicklingstheorie. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, *Anat. Abtheil.* Kjöbenhaw, 1882.

15. G. von Mihalkowicz. — Untersuchungen über die Entwickelung des Harn und Geschlechtsapparates der Amnioten (III die Geschlechtsdrüsen). *Intern. Monatsch f. Anat. u. Physiol.*, Bd II, p. 387.

16. Laulanié. — Sur le mode d'évolution et la valeur de l'épithélium germinatif dans le testic. embr. du Poulet. *Bull. Soc. d'hist. nat.*, *Toulouse*, 20e année.

17. A. Prenant. — Contribution à l'histogenèse du tube séminifère. *Intern. Monatsch. f. Anat. u. Physiol.*, Bd VI, p. 1-40.

18. C. K. Hoffmann. — Étude sur le développement de l'app. uro-génital des Oiseaux. *Verh. der K. Akd. v. Wetensch. Amsterdam*, Deel 1; n° 4.

19. H. Mertens. — Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'ovule des Mammif. et des Oiseaux. *Arch. Biol.*, t. XIII.

20. A. Gurwitsch. — Idiozom und Centralkörper im Ovarialeie der Säugethiere. *Arch. f. Mikr. Anat. u. Entwickl.*, Bd LVI, 1900.

21. A. Lécaillon. — Recherches sur l'ovaire des Collemboles. *Arch. d'Anat. microsc.*, t. IV, 1901.

22. R. de Sinety. — Recherches sur les Phasmes. *La Cellule*, t. XIX, fascic. 1.

23. F.-A. Janssens. — Spermatogenèse chez les Tritons. *La Cellule*, t. XIX, fascic. 1.

24. F. Meves. — *a*) Ueber den von v. la Valette St.-George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.* Bd LVI, 1900; — *b*) Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLVIII, 1896; — *c*) Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. *Arch. f.*

mik. Anat. u. Entw., Bd LXI, H. 1, 1902; — *d*) Zellteilung. *Ergebnisse d. Anat. u. Entwickl.*, Bd VI, 1896, Wiesbaden.

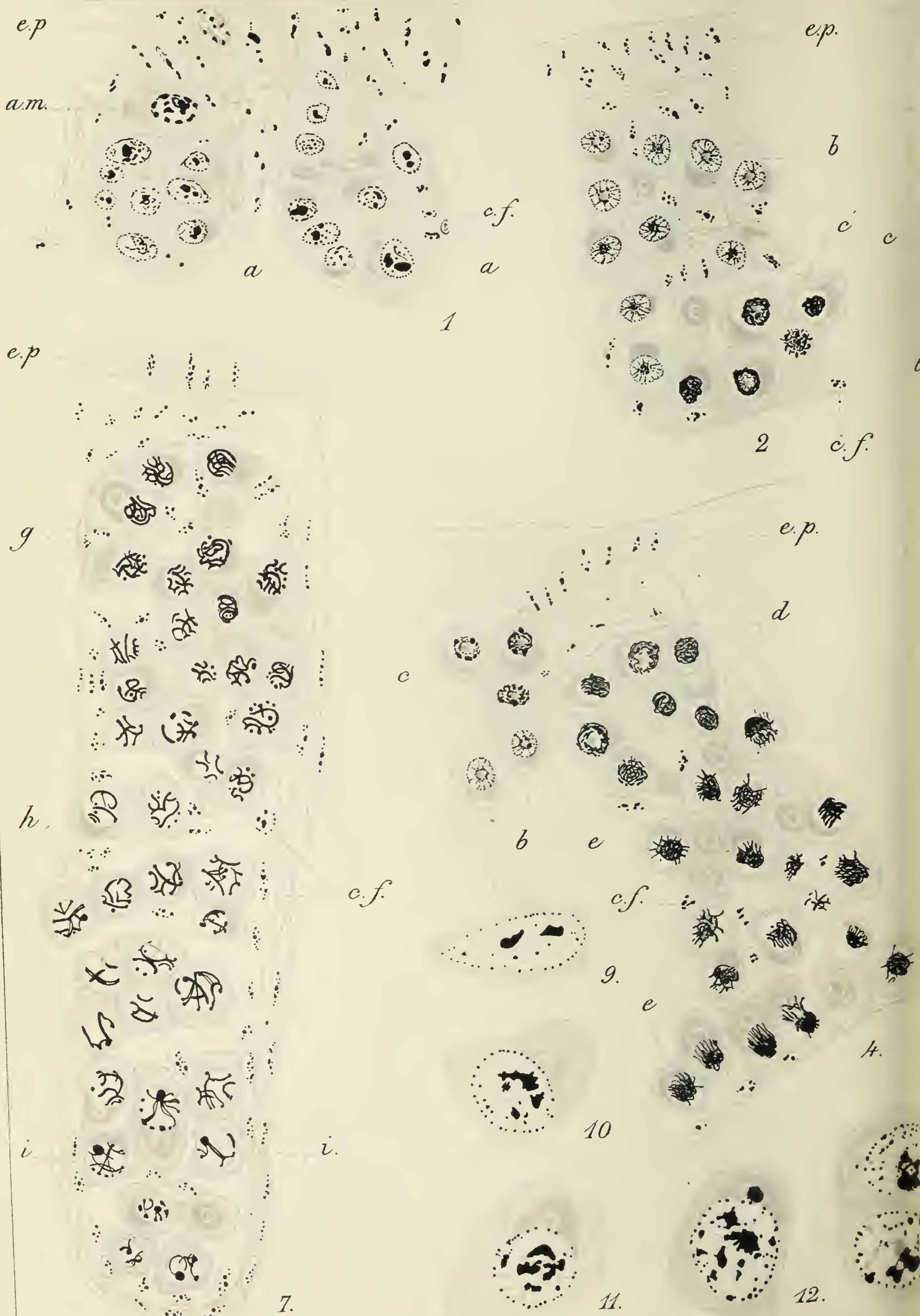
25. G. Van Bambeke. — *a*) Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf. Élimination d'éléments nucléaires dans l'œuf ovarien de *Scorpæna scrofa*. *Arch. d. Biol.*, t. XIII, 1893; — *b*) Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de *Pholcus phalangioides*. *Bulletin Acad. R. de Belgique*, série III, t. XXXV, n° 4, 1897.
26. O. Van der Stricht. — *a*) La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de *Thysanozoon Brocchii*. *Arch. Biol.*, t. XV, 1897; — *b*) Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la Femme. *Verh. d. Anat. Geselsch. auf der 12ten Versammlung in Kiel*, 1898.
27. F. d'Hollander. — Le noyau vitellin de Balbiani et les pseudo-chromosomes chez les Oiseaux. *Verhand. d. Anat. Geselsch. auf den 16ten Versammlung in Halle a. S.* April, 1902.
28. Hermann. — Beitrag zur Lehre von der Entstehung der Karyokinetischen Spindel. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXXVII.
29. Flemming. — Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig, 1882.
30. W. Paulcke. — Ueber die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (*Apis mellifica*). *Zoolog. Jahrb. Abth. f. Anat.*, Bd XIV, 1900.
31. R. Woltereck. — Zur Bildung und Entwickelung der Ostracodeneies. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd LXIV, 1898.
32. Ed. Van Beneden. — Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. *Mémoires couronnés de Bruxelles*, XXXIV, 1867-70.
33. C. Rabl. — Ueber Zelltheilung. *Morph. Jarhb.*, Bd X, 1885.
34. G. Born. — Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von *Triton tæniatus*. *Arch. f. mik. Anat.*, Bd XLIII, p. 1, 1894.
35. E.-O. Jordan. — The habits and development of the Newt. Inaug. dissert. *Journ. of Morph.*, vol. VIII, n° 2, 1893.
36. M. Loyez (Mlle). — Note sur les transformations de la vésicule germinative des Reptiles. *Comptes rendus de l'Assoc. d'Anatom.* IVe session, 1902.
37. J.-B. Carnoy et Lebrun. — *a*) La vésicule germinative et les globules polaires, chez les Batraciens. I. *La Cellule*, t. XII, fasc. II, 1897; — *b*) La cytodiérèse de l'œuf, etc. II. Les Urodèles, Axolotl et Tritons. *La Cellule*, t. XIV, p. 111, 1898; — *c*) La cytodiérèse de l'œuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. III. *La Cellule*, t. XVI, p. 299, 1899, et IV (mém.), t. XVII, p. 119, 1900.
38. J. Rückert. — Die erste Entwickelung des Eies der Elasmobranchier. *Anat. Anz.* Bd VII, nos 4 et 5, 1892.

Explication des planches.

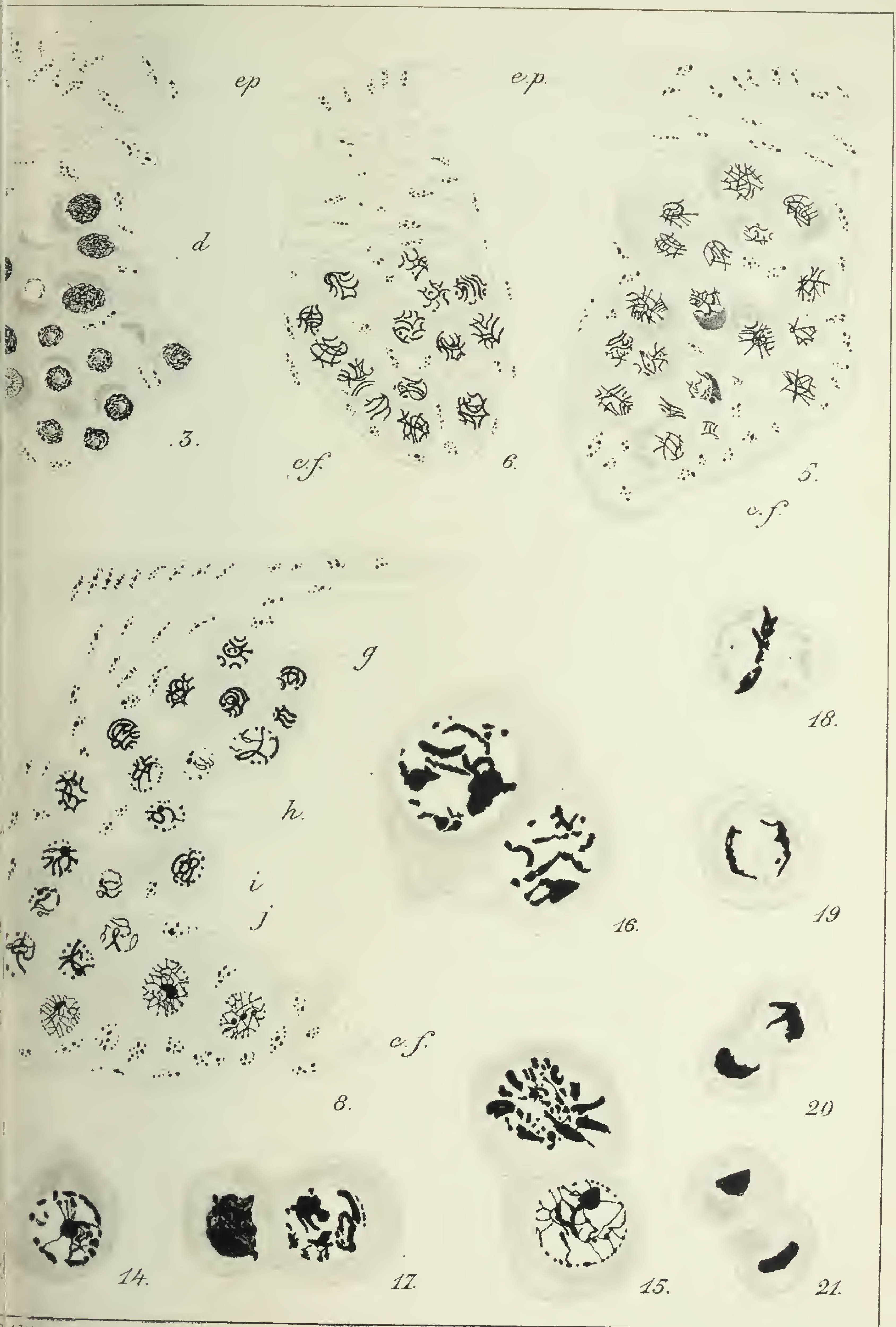
Planche IV.

Fig. 1. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 11 j. 4 h., couche corticale; *e. p.* = ép. indifférent; *c. f.* = cell. folliculeuses; *a'* = oogonie en voie de formation; *a* = oogonie adulte; *a. m.* = oogonie en mitose.

Fig. 2. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 15 jours; couche corticale; *e. p.* = ép. indifférent; *c. f.* = cell. folliculeuse; *b.* = oocyte du type *b*; *c.* = oocyte du type *c*.



Imp. I. Lafontaine.

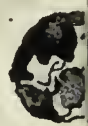

ep
e.p.
d
3.
c.f.
6.
5.
c.f.
g
h.
i
j
18.
16.
19
c.f.
8.
20
14.
17.
15.
21.


22


23


24

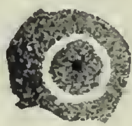

25

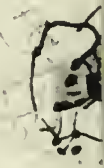

25


30


31


32

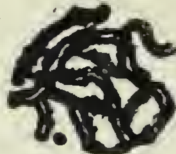

33


3


39


40


41


42


4


48


49


50


51

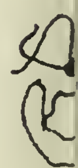

5

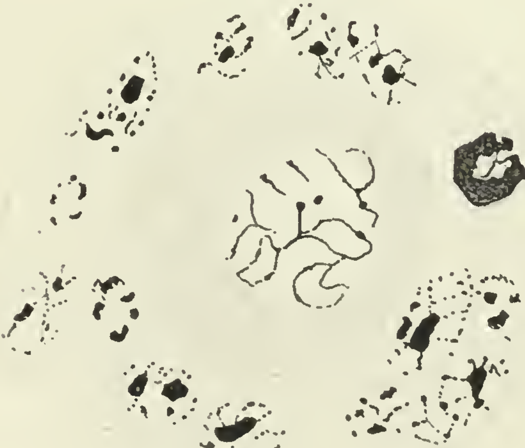

57

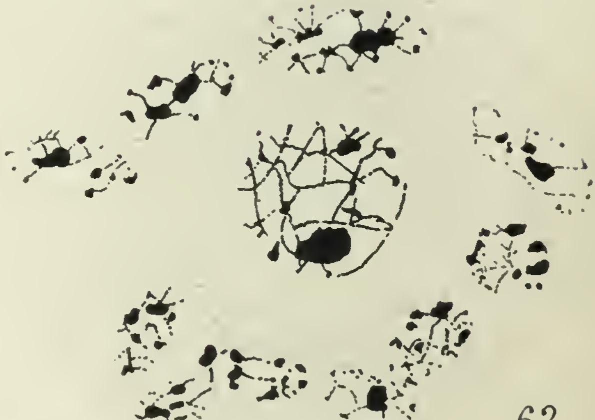

58


59


60

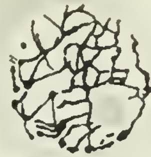
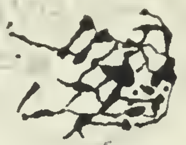
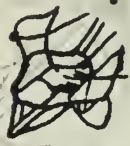

6


61

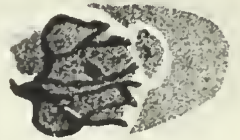
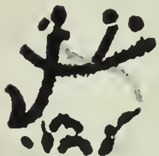
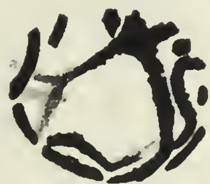

62

Imp. L. Lafontaine. Mass


26

27

28

29

35

36

37

38

44

45

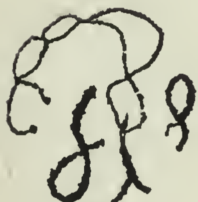
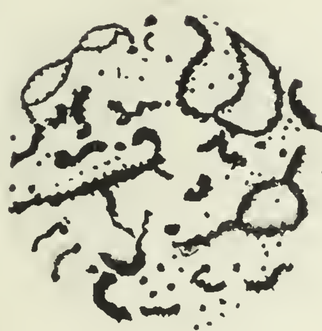
46

47

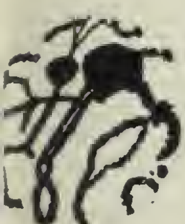
53

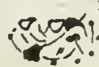
54

55

56

65






64



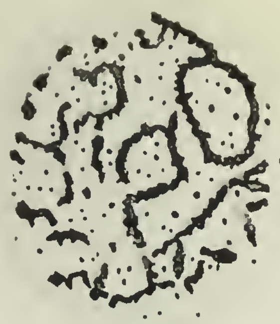
66



67

[É]diteurs.

o Cassas, lith.

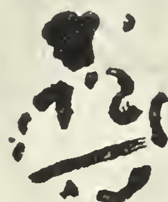

68


69


73

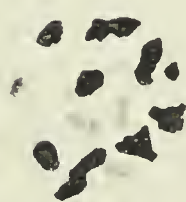

69 2


71


70


74


75


77


78


81

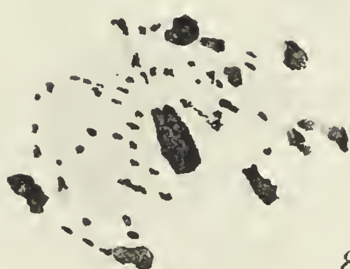

76


82


83


79




80


72

Imp. L. Lafontaine. Masson et Cie, Editeurs. o. Cassas, lith.

FIG. 3. — Liqueur d'Hermann. Safranine; ov. embr. Poulet 16 jours; couche corticale; *e. p.* = épith. indifför.; *c. f.* cell. folliculeuse; *b* = oocyte du type *b*; *c* = oocyte du type *c*; *d* = oocyte du type *d*.

FIG. 4. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 17 jours; couche corticale; *e. p.* = épith. indiff.; *c. f.* = cell. folliculeuse; *b* = oocyte du type *b*; *c* = oocyte du type *c*; *d* = oocyte du type *d*; *e* = oocyte du type *e*.

FIG. 5. — Liqueur d'Hermann. Safranine; ov. embr. Poulet 19 jours, couche corticale; *e. p.* = épith. indiff.; *c. f.* = cell. folliculeuse. Tous les oocytes sont du type *f*.

FIG. 6. — Sublimé acétique. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 20 j.; couche corticale; *e. p.* = épith. indiff.; *c. f.* = cell. follicul. Tous les oocytes sont du type *g*.

FIG. 7. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin âgé de plus de 6 heures, couche corticale en coupe oblique; *e. p.* = épith. indifférent; *c. f.* = cellule folliculeuse; *g* = oocyte du type *g*; *h.* = oocyte du type *h*; *i* = oocyte du type *i*.

FIG. 8. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin âgé de 2 j. et 22 h., couche corticale; *e. p.* = épithélium indifférent; *c. f.* = cell. folliculeuse; *g* = oocyte du type *g*; *h.* = oocyte du type *h*; *i* = oocyte du type *i*; *j* = oocyte du type *j*.

Les dessins 1 à 8 sont exécutés avec l'objectif à immersion homogène $\frac{1}{12}$ et l'oculaire 1 de Leitz. Appareil à dessiner d'Abbe; à la hauteur de la platine du microscope.

FIG. 9. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 11 j. 4 heures, cellule indifférente.

FIG. 10 et 11. — Même ovaire; oogonies en voie de formation.

FIG. 12. — Même ovaire; oogonie adulte.

FIG. 13. — Même ovaire; 2 oogonies à la fin de la division : leur cytoplasme est encore indivis.

FIG. 14. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 17 jours, oogonie se préparant à la mitose.

FIG. 15. — Ov. embr. Poulet 18 jours; Liqueur d'Hermann. Safranine. Deux oogonies dont l'une est en voie de division, l'autre est à un stade voisin du repos; leur cytoplasme est encore indivis; dans la 1re la couche palléale du corps de Balbiani entoure la figure de division sous forme d'un demi-anneau.

FIG. 16. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 17 jours; deux oogonies géantes à la fin de la division; cytoplasme encore indivis.

FIG. 17. — Liqueur d'Hermann. Safranine; ov. embr. Poulet, 18 jours; deux oogonies, à un stade voisin du repos; le cytoplasme est encore indivis.

Fig. 18. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 18 jours; oogonie au stade de l'étoile-mère; la couche palléale forme autour de la figure de division un anneau interrompu en plusieurs endroits.

Fig. 19. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 18 jours; oogonie au stade de la métacinèse; la couche palléale forme autour de la figure de division un anneau presque continu.

Fig. 20. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 18 jours; oogonie au stade des étoiles-filles; le cytoplasme commence à s'étrangler; d'un côté la couche palléale commence à se diviser, de l'autre côté, la division est accomplie.

Fig. 21. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 17 jours; oogonie où la division s'est accomplie; les cellules-filles adhèrent encore l'une à l'autre, dans toutes les deux on observe la couche palléole sous forme d'un amas compact irrégulier.

Planche V.

Fig. 22. — Liqueur d'Hermann. Safranine; ov. embr. Poulet 15 jours; oocyte du type *b*.

Fig. 23. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain ; ov. embr. Poulet 15 jours; noyau du type *b*.

Fig. 24 et 25. — Liqueur d'Hermann. Safranine; ov. embr. Poulet 15 jours; oocytes du type *c*; fig. 24 stade de transition entre le type *b* et le type *c*.

Fig. 25 (*bis*). — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 15 jours; oocyte du type *c*.

Fig. 26, 27, 28 et 29. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 17 jours; oocytes du type *d*.

Dans 27 et 28 le cordon est constitué; dans 26 et 29, il existe encore quelques masses chromatiques isolées.

Fig. 30. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 17 jours; oocytes du type *e*.

Fig. 31. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 18 jours; oocytes du type *e*.

Fig. 32. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 17 jours; oocytes du type *e*.

Fig. 33. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 17 jours; oocyte montrant le corps de Balbiani; celui-ci a été entamé suivant un plan parallèle à sa surface d'application sur le noyau.

Fig. 34, 35, 36 et 37. — Sublimé acétique. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 19 jours. On assiste à l'épaississement et au raccourcissement graduels du cordon.

Fig. 38 et 39. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain ; ov.

Poussin de plus de 6 heures; oocytes du type *f*; on assiste à l'épaississement et au raccourcissement graduels du cordon.

Fig. 40. — Liqueur d'Hermann. Safranine; ov. Poussin de plus de 6 heures; oocyte du type *g*.

Fig. 41 et 42. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin de 2 jours 22 heures; oocytes du type *g*.

Fig. 43. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin de plus de 6 heures; oocyte du type *g*.

Dans 42 et 43, ébauche du fendillement longitudinal.

Fig. 44. — Liqueur d'Hermann. Safranine; ov. Poussin plus de 6 heures; ooc. du type *h*.

Fig. 45. — Sublimé acétique. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin de 21 + 6 jours; ooc. du type *h*.

Fig. 46 et 47. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin plus de 6 heures; ooc. du type *h*.

Fig. 48. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin de 2 jours et 22 heures; oocyte du type *h*.

Dans 47 et 48, ébauche du fendillement longitudinal.

Fig. 49. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin plus de 6 heures; oocyte du type *i*.

Fig. 50. } — 1er plan d'un même noyau du type *i*; anneaux, losanges.
Fig. 51. } — 2e plan d'un même noyau du type *i*; ébauche du fendill. longitudinal. Sublimé acétique, Hèmatoxyline Heidenhain; ov. Poussin de 21 + 6 jours.

Fig. 52 et 53. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin 2 jours 22 heures; oocytes du type *i*; 53 : dessin fait dans un seul plan.

Fig. 54 et 55. — Sublimé acétique. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin de 21 + 6 jours; oocytes du type *i*; 54 : calotte de noyau montrant 2 losanges.

Fig. 56 à 60. — Sublimé acétique. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin de 21 + 6 jours.

Fig. 59 et 60. — Sublimé acétique. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin de 21 + 6 jours; calottes de noyaux, montrant des losanges se suivant à la file.

Fig. 61 et 62. — Sublimé acétique Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin de 21 + 6 jours; oocytes du type *j*. à l'état de follicules primordiaux.

Fig. 63. — Coupe périphérique d'un noyau du type *j*; losanges fins.

Fig. 64. — Coupe centrale du même noyau montre que l'épaississement de l'appareil chromatique débute au centre du noyau (période d'accroissement intra-folliculaire). Sublimé acétique. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin de 21 + 6 jours.

Fig. 65. — Sublimé acétique. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin 20 jours; coupe superficielle d'un noyau d'oocyte de la période d'accroissement intra-folliculaire, montrant des losanges fins et épais.

Fig. 66 et 67. — Sublimé acétique. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin 20 jours; même noyau; 66 : coupe centrale montrant des losanges épais et variqueux; 67 : coupe périphérique montrant de fins losanges.

Il est apparu un suc nucléaire.

PLANCHE VI.

Fig. 68. — Sublimé acétique. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin 20 jours. L'appareil chromatique s'est retiré vers le centre du noyau; losanges épais et variqueux.

Fig. 69. — Sublimé acétique. Hématoxyline Heidenhain; ov. Poussin 20 jours. Noyau notablement agrandi; les osanges sont devenus plumeux.

Fig. 69 (*bis*) et 71. — Liqueur de Flemming Hématoxyline Heidenhain; ov. Merle 6 jours; oocyte en synapsis typique; il existe une couche palléale.

Fig. 70. — Liqueur de Flemming. Hématoxyline Heidenhain, ov. Merle 6 jours; oocyte du type *h*; le volumineux corpuscule siégeant dans le cytoplasme est probablement le corps de Balbiani.

Fig. 72. — Liqueur de Flemming. Safranine; ov. *Accentor modularis* 3 jours; oocyte du type *e*.

Fig. 73 et 74. — Liqueur de Flemming. Safranine; ov. *Accentor modularis* 3 jours; oocytes du type *f*.

Fig. 75. Liqueur d'Hermann. Safranine; ov. Poussin 10 jours 1 heure; oocyte du type *h*; dans le cytoplasme existe un volumineux corpuscule, qui est probablement le corps de Balbiani sans sa couche palléale.

Fig. 76. — Liqueur d'Hermann. Safranine; ov. Poussin 10 jours, 1 heure; oocyte montrant un filament qui se divise longitudinalement, et dans le cytoplasme la couche palléale sans corps de Balbiani.

Fig. 77. — Liqueur d'Hermann. Safranine; ov. Poussin 2 jours 22 heures; noyau d'oocyte en dégénérescence (au sein d'oocytes à cordon).

Fig. 78. — Liqueur d'Hermann. Safranine; ov. embr. Poulet 18 jours; oocyte en dégénérescence.

Fig. 79. — Liqueur de Flemming. Hématoxyline Heidenhain; ov. Merle 6 jours; élément géant en dégénérescence.

Fig. 80 et 81. — Liqueur d'Hermann. Safranine; ov. Poussin 3 jours; oocytes en dégénérescence.

Fig. 82. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 17 jours; élément en dégénérescence.

Fig. 83. — Liqueur d'Hermann. Hématoxyline Heidenhain; ov. embr. Poulet 17 jours; 2 oogonies en dégénérescence; dans l'une d'elles on voit les restes de la figure de division avec un corpuscule central.

NOTE
SUR UN GROUPE NOUVEAU D'OPERCULARIA

Par Emmanuel **FAURÉ**

Le genre *Opercularia* (Goldfuss) a été créé pour un groupe d'*Epistylis* (Vorticellides à pédoncules ramifiés, rigides) qui se distingue par la disposition du péristome ou disque ciliaire.

Comme celle des *Epistylis*, la frange adorale des *Opercularia* décrit un tour d'hélice serrée qui circonscrit le disque proprement dit; mais celui-ci, isolé par un approfondissement de la *gouttière péristomienne*, est pédonculé. Semblable à un *opercule*, il s'étire et s'incline au-dessus de la collerette en découvrant la cavité vestibulaire, et se rabat vivement pendant la contraction.

L'opportunité de ce genre, d'abord admise par **Ehrenberg**, **Dujardin** et **Stein**, a été contestée par **Claparède** et **Lachmann** et par **D'Udekem**, qui ont refondu les *Opercularia* avec les *Epistylis*.

Ce dernier auteur déclare pourtant : « que plus tard, les anciennes *Opercularia* pourraient bien former un sous-genre. Elles possèdent en effet un port tout à fait particulier ».

Fromentel, **S. Kent**, **Bütschli**, **Stokes**, **J. Roux**, etc., ont rétabli la première classification.

Les quatre espèces que je vais décrire forment un petit groupe naturel dans le genre *Opercularia*. Elles se distinguent par la structure de leur disque, qui est allongé *verticalement*, et considérablement rétréci, semblant perdre en largeur ce qu'il a gagné en hauteur; il affecte la forme d'un cylindre irrégulier autour duquel la frange adorale décrit deux tours environ

d'une hélice allongée. Cette disposition évoque l'aspect d'une *vis* bien plus que celui d'un *opercule*.

Bütschli a figuré dans ses « Protozoa » une espèce appartenant à ce petit groupe. Il la nomme *Opercularia*. Je ferai de même pour les espèces que j'ai observées, en attendant qu'une étude approfondie de la famille des *Acontractilia* ait montré s'il n'y aurait pas lieu de créer un sous-genre pour ces formes si caractéristiques. On pourrait en ce cas le nommer *Cochlearia* (cochlea = vis).

Quoi qu'il en soit, il faut rappeler que **Bütschli** dans ses « Protozoa » (1889)[1] à décrit d'une façon malheureusement insuffisante une espèce qui, à tous les titres, doit faire partie de ce petit groupe d'*Opercularia*. Elle est représentée dans son ouvrage, par le schéma de la partie supérieure d'un individu « épanoui », montrant le disque très allongé si caractéristique avec la frange adorale tournant en hélice. La rangée externe des membranelles de cette frange est transformée en une membrane de Lachmann très étendue, puisqu'elle décrit au moins un tour de spire, et qui par sa disposition en entonnoir donne à l'ensemble l'aspect d'un péristome de *Spirochona* qui serait dextre. De forts myonèmes sont visibles dans ce disque; le vestibule presque vertical se termine par un pharynx sur le côté duquel s'ouvre la vésicule contractile. Enfin un noyau incurvé, incliné, assez court complète le schéma. Cette espèce habite l'eau douce.

La description, qui se borne à l'explication de la figure commence ainsi :

Opercularia — Sp. nov.?

N'ayant trouvé dans aucun ouvrage le signalement d'une espèce semblable ou voisine, je crois que l'on peut supprimer l'interrogation, et que c'est à **Bütschli** qui revient la priorité dans l'observation précise de ce groupe nouveau d'*Opercularia*.

Celui-ci comprend actuellement cinq espèces : l'*Opercularia* de **Bütschli**, et les *Op. Henneguyi*, *gracilis*, *Fabrei*, et *microdiscum*, espèces nouvelles dont je vais commencer la description.

1. Bütschli (O.), Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs, I, Protozoa.

Opercularia Henneguyi (nov. sp.).

Morphologie. — Les individus de cette espèce sont de taille variable : les plus gros mesurent, sans compter le disque, environ 85 μ, les plus petits une cinquantaine seulement; le plus grand nombre est de taille intermédiaire; la largeur est

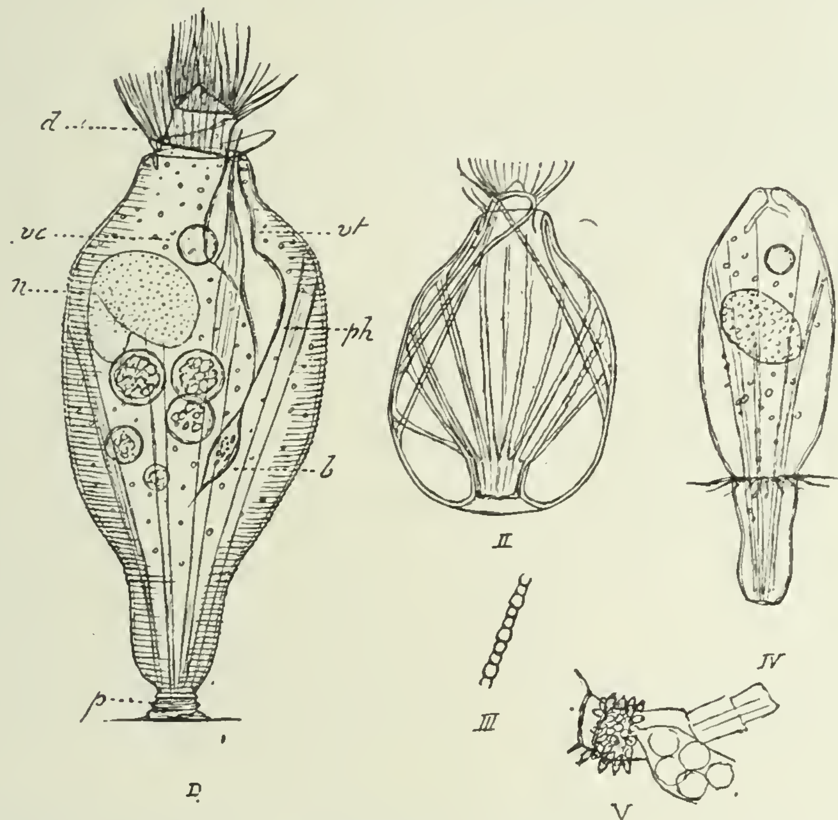


Fig. 1. — *Opercularia Henneguyi* : I. *d*, disque; *vt*, vestibule; *ph*, pharynx; *b*, bols alimentaires; *vc*, vésicule excrétrice; *n*, noyau; *p*, pédoncule. — II. Système musculaire. — III. Aspect d'un myonème fortement grossi. — IV. Individu libre. — V. Aspect d'une société sur l'abdomen d'un *cyclops*.

selon les individus de 3,25 à 2 fois contenue dans la longueur. Le corps est à peu près pyriforme; on peut distinguer une partie antérieure, rétrécie en haut pour former la collerette, et une partie postérieure, amincie, qui commence brusquement à la hauteur de la ceinture ciliaire inférieure; elle varie du 1/3 au 1/4 de la hauteur totale; le pédoncule très court (environ 5 μ) ne permettant pas la formation de colonies arborescentes, les individus restent côte à côte et forment une société encroûtante sur l'abdomen des Cyclops.

Le disque presque cylindrique, est trapu; la frange adorale décrit autour de lui un tour 3/4 d'hélice. A sa partie supérieure, elle se termine sur une petite proéminence conique qui surmonte le disque; à sa partie inférieure, elle plonge dans le vestibule.

La collerette, comme celle des *Opercularia*, ne se replie jamais en dehors; elle est droite et se ferme par un simple rapprochement de ses bords; une petite membrane de Lachmann sort du vestibule qui est semblable à celui des *Opercularia* : vertical, large à sa partie inférieure; le pharynx s'ouvre dans ce vestibule à peu près en face du disque; il est suivi d'un canal pharyngien assez long[1]. La vésicule excrétrice s'ouvre dans le vestibule.

Le macronucleus est gros et court. On y distingue, surtout après coloration par le vert malachite, par exemple : une structure finement granuleuse, et très homogène de la chromatine, comme chez presque toutes les *Vorticellidæ*; peut-être ces fines granulations (*microsomes*) sont-elles groupées en filaments parallèles serrés. Presque toujours incurvé, ce noyau n'a pas d'orientation fixe, mais il est le plus souvent transversal.

Le système musculaire est extrêmement développé et c'est là une particularité de cette espèce. A l'état frais on distingue de larges bandes sombres s'insérant d'une part à la partie inférieure de l'Infusoire, et d'autre part à son ectoplasma, aux 3/4 environ de la hauteur du corps. La fixation par l'acide chromique, suivie d'un éclaircissement par l'acide acétique très faible, révèle un système compliqué de myonèmes. Un premier faisceau occupe la place indiquée par les bandes sombres, mais on remarque que ces myonèmes s'insèrent sur l'ectosarque à différentes hauteurs. Un second système de sens inverse, est com-

1. Je nomme *canal pharyngien* une différenciation cytoplasmique dont l'existence est à peu près générale chez les *Vorticellidæ*, et qui se manifeste par un trajet déterminé des bols alimentaires à leur sortie du pharynx, et par leur aspect fusiforme indiquant qu'ils séparent en les distendant, les parois d'un canal élastique. Celui-ci est en quelque sorte la continuation du pharynx; sa longueur est variable; très connu chez *Campanella* il a été figuré par **Stein** chez des *Opercularia*. Quelle est la nature de cette différenciation? En examinant sur le vivant, avec un bon objectif à immersion homogène, le pharynx dilaté de la *Vorticella nebulifera*, j'ai vu celui-ci nettement strié sur les 3/4 de sa hauteur; les bols alimentaires, dont je suivais la marche, étaient striés sur toute leur longueur jusqu'à leur entrée dans le cytoplasma où ils se transformaient en vacuoles sphériques. Le canal pharyngien serait donc constitué par un faisceau de filaments retenus par les mailles du hyaloplasma. Il serait de même nature que les formations si bien étudiées par M. **Fabre Domergue** chez le *Prorodon niveus* et le *Monodinium Balbianii*. Voir à ce sujet : Fabre Domergue. « Recherches anat. et physiol. sur les Infusoires ciliés », *Ann. Sciences nat. zool.*, t. V, p. 4-36-61, et : « Les différenciations fonctionnelles chez les êtres unicellulaires », *Ann. de micrographie*, p. 160, t. I, 1888-9.

posé : 1° de myonèmes s'attachant sur la collerette d'une part et sur l'ectoplasma de l'autre, et 2° du faisceau rétracteur du disque. Les myonèmes de celui-ci, plus nombreux du côté opposé au vestibule, s'insèrent sur le disque et sur l'ectoplasma, à peu près à la même hauteur que ceux du faisceau inférieur. J'ai cru remarquer un croisement assez curieux de ces myonèmes, à leur entrée dans le disque, croisement peut-être nécessaire, étant donné la forme haute de celui-ci. Je n'ai pu observer s'il y avait ou non continuité entre les myonèmes des faisceaux inférieur et supérieur, mais j'ai observé la contraction indépendante soit de la région antérieure, soit de la région postérieure d'un même individu.

La structure des myonèmes endoplasmiques est intéressante ; traités comme il a été dit plus haut, ils apparaissent nettement *striés transversalement*, et semblent formés par l'empilement de petites sphérules, dont quelques-unes régulièrement espacées, sont un peu plus grosses que les autres. La dimension de ces sphérules est d'environ un μ [1].

Le pédoncule, comme chez les *Opercularia*, n'est pas contractile ; c'est ici un produit d'élaboration presque informe, très court ; il n'est jamais ramifié, au sens propre du mot ; tout au plus s'élargit-il après la division, car les individus restent serrés les uns contre les autres, formant une colonie encroûtante.

Biologie. — Je n'ai pu observer d'une manière instructive la division de cet *Opercularia*. Les individus libres ont une couronne ciliaire inférieure, et une forme en massue, très caractéristique. J'ai observé une conjugaison ; un petit microgamète contracté, de 25 μ environ, avec un petit noyau ovoïde, était accolé par sa partie inférieure à un individu d'aspect normal ;

1. Il est intéressant de comparer cette structure à celle des fibrilles cardiaques en voie de développement, des Vertébrés supérieurs, d'après les récentes recherches de M. **F. Marceau**. Suivant cet auteur, toute fibrille est d'abord « constituée par un filament d'une substance homogène dans laquelle on voit de très petites granulations régulières et régulièrement espacées ». Ces granulations se divisent et forment des groupes de deux granulations filles, qui par suite d'accroissement « arrivent presque en contact et leur ensemble constitue alors un bâtonnet ou disque épais. C'est entre les disques épais ainsi formés, qu'apparaîtront plus tard les disques minces ». Les myonèmes de l'*Opercularia Henneguyi* correspondent à ce stade inférieur auquel manquent les disques d'Amici.

les phénomènes nucléaires n'ont pas été observés. Le cytoplasma de cet Infusoire contient de nombreuses granulations, et l'ectosarque est finement strié transversalement.

Je n'ai jamais trouvé cet Infusoire que dans un bassin du Jardin botanique du Muséum d'histoire naturelle de Paris où il vit sur les *Cyclops*.

C'est donc un Infusoire *ectoparasite*, ou plutôt *commensal*, car il ne vit pas *aux dépens* de son hôte. Mais, au lieu de se fixer sur toutes les parties de son hôte comme la majorité des *Vorticellidæ* commensales, il se trouve *exclusivement* sur le premier segment de l'abdomen autour duquel il forme une bague plus ou moins large, et plus ou moins complète. Bien que rare, ce phénomène n'est pas unique chez les *Vorticellidæ*. En plusieurs points des environs de Paris, j'ai observé que les *Asellus aquaticus* portent entre les antennes, à l'exclusion de toute autre partie du corps, *une seule* colonie d'une variété du *Zoothamnium aselli* (Clap. et Lach). **D'Udekem** a fait la même observation aux environs de Bruxelles avec l'*Opercularia stenostoma*. Ces faits ne seraient-ils pas l'expression de rapports complexes unissant l'hôte et le commensal, et ne serait-on pas ici à la frontière du parasitisme?

Diagnose : *Opercularia Henneguyi*, nov. sp. (E. Fauré). Individus pyriformes, de 85 à 50 μ, disque massif, allongé verticalement, frange adorale décrivant 1 tour 3/4 d'hélice, vestibule d'*Opercularia*, noyau court, colonies encroûtantes. Habitat : abdomen de *Cyclops*. Jardin botanique du Muséum d'hist. nat. de Paris. — Juillet 1903.

Je dois mentionner à propos de cette espèce, l'*Epistylis brevipes* de **Clarapède** et **Lachmann**[1], car cet Infusoire possède quelques traits communs avec mon *Opercularia*; les individus, pressés les uns contre les autres, forment des sociétés sur les larves de Diptères aquatiques; son pédoncule est très court, ses myonèmes assez développés, son noyau ovoïde. Le dessin contenu dans l'*Etude sur les Infusoires et les Rhizopodes* ne représente qu'un individu contracté, sur lequel la structure du disque

1. Claparède et Lachmann. Etude sur les Infusoires et les Rhizopodes, p. 115, Pl. 2, fig. 9.

est bien peu visible. Dans le doute, on pourrait se demander, s'il ne s'agit pas ici de l'*Op. Henneguyi* insuffisamment observé, mais M. J. **Roux**, dans sa *Faune infusorienne des environs de Genève*, a très bien décrit cette espèce sous le nom de *Rhabdostyla brevipes* Clap. et Lachm., et en a donné un dessin très complet qui supprime toute incertitude à l'égard de la spécificité bien distincte de ces deux espèces.

Opercularia gracilis (nov. sp.).

Opercularia gracilis, dont je n'ai observé qu'une seule colonie de trois individus, mesure environ 80 μ de haut; la largeur est contenue environ 2 fois et demie dans la longueur; la colonie peut atteindre deux ou trois fois la longueur d'un individu, et ne présente pas de caractères particuliers.

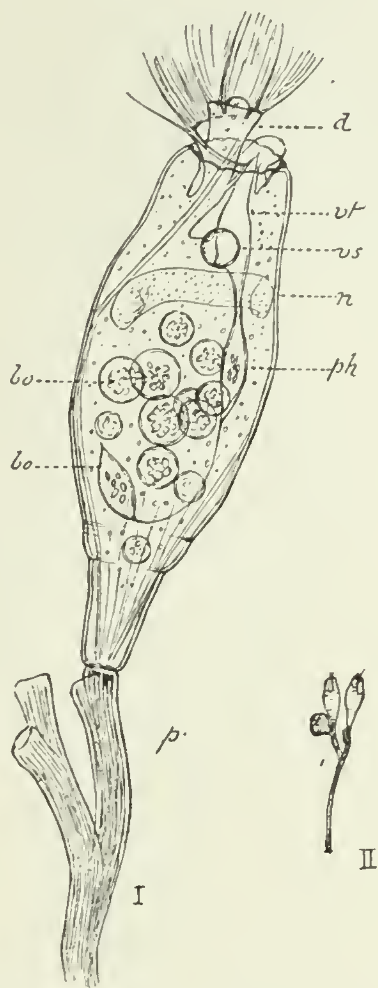


Fig. 2. — *Opercularia gracilis* : I. *d*, disque ; *vt*, vestibule ; *vs*, vésicule excrétrice ; *ph*, pharynx ; *bo*, bols alimentaires ; *n*, noyau ; *p*, pédoncule. — II. Aspect d'une colonie.

Le disque de cette espèce est assez long (4,7 environ de la longueur de l'individu) ; il est mince et très élancé ; la frange adorale décrit autour de lui un tour et demi d'hélice environ ; elle est portée par un repli qui forme gouttière et accentue la disposition en vis ; le sommet du disque est un petit mamelon. Le vestibule, la vésicule excrétrice, le pharynx, et le canal pharyngien sont à peu près semblables à ceux de l'*Op. Henneguyi*. Le noyau est mince, long et courbé ; sa position est transversale. Le système musculaire est celui des *Opercularia* avec les forts myonèmes rétracteurs du disque qui s'attachent d'une part à l'extrémité supérieure de celui-ci, et d'autre part à l'ectoplasma, au tiers de la hauteur du corps environ, et à l'opposé du vestibule et du pharynx. Cette disposition est très visible pendant la contraction, qui montre le disque « télescopé » et ramassé au fond du vestibule contre la paroi dorsale.

L'extrémité inférieure du corps s'amincit comme chez *Op.*

Henneguyi, mais d'une façon moins frappante. Elle est directement fixée au pédoncule, mince, long, ramifié, qui présente la structure ordinaire, légèrement striée, des pédoncules d'*Epistylis* et d'*Opercularia*.

DIAGNOSE : *Opercularia gracilis*, nov. sp. (E. Fauré). Individus élégants de 80 μ environ, disque mince et allongé verticalement, terminé par un mamelon ; frange adorale décrivant 1 tour et demi d'hélice portée par un repli formant gouttière ; vestibule d'*Opercularia*. Noyau allongé transversal ; pédoncule ramifié, rigide, mince. — Provenance : une seule colonie sur une *Limnæa* ; ruisseau dans le parc de St-Cloud, sept. 1903.

Opercularia Fabrei (nov. sp.).

Opercularia Fabrei est très voisin de l'espèce précédente ; le seul individu observé mesurait environ 120 μ ; son pédoncule : 170 (total 290 μ) ; la largeur était environ la moitié de la hauteur. Le corps est un ovoïde très irrégulier, tronqué à sa partie supérieure, où il forme une épaisse collerette, aminci à sa partie inférieure qui se termine par le pédoncule. Le disque, très allongé (il mesure le tiers de la longueur du corps, soit 40 μ environ) s'insère presque au fond de la cavité vestibulaire, et un peu sur le côté, à l'opposé du pharynx, ce qui détermine pendant l'extension, une courbure de la base de cet appendice. Il est mince, presque digitiforme ; six fois moins large que long au milieu, il se renfle un peu vers l'extrémité supérieure, se retrécit sous le dernier tour de la frange adorale, et se termine par un petit mamelon. La frange adorale, très puissante (longueur des membranelles : 25 μ environ) décrit autour du disque un premier tour d'hélice très allongé, puis un second, limitant un petit plan circulaire, perpendiculaire au grand axe, que surmonte au milieu le mamelon terminal ; c'est le disque proprement dit. Les membranelles de ce dernier tour ont une double inflexion dont la plus grande concavité, orientée dans le sens du courant alimentaire, doit augmenter la puissance utile des membranelles de la frange. Par son extrémité inférieure, la frange adorale pénètre dans le vestibule et entoure le cytostome. Une courte membrane de Lachmann sort de la cavité

vestibulaire. Cette cavité se ferme, comme chez les *Opercularia*, par simple rapprochement de ses parois, avec cette différence, que la paroi ventrale, moins épaisse, un peu plus élevée et plus mobile que la paroi dorsale, s'abat sur celle-ci comme une lèvre, et assure une fermeture hermétique; le disque, dans ce cas, est « télescopé » contre son point d'attache.

La vésicule excrétrice s'ouvre dans la cavité vestibulaire, à côté du disque. Elle se forme par fusion de petites vacuoles formatrices, qui souvent apparaissent déjà au commencement de la systole de la vésicule principale.

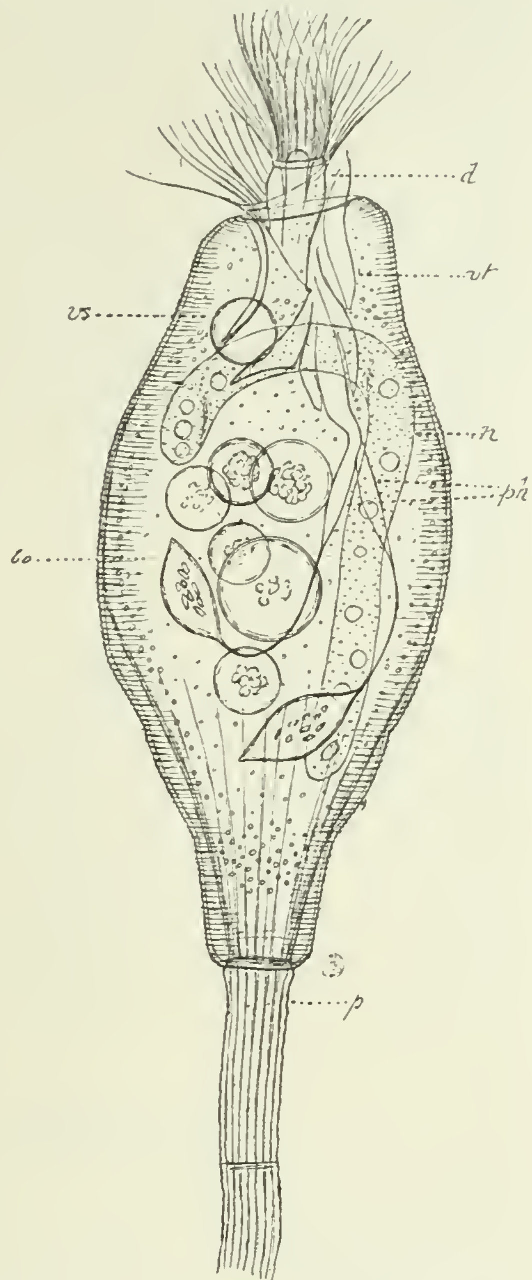


Fig. 3. — *Opercularia Fabrei* : *d*, disque; *vt*, vestibule; *ph*, pharynx (dans ses deux positions); *bo*, bols alimentaires; *vs*, vésicule excrétrice; *n*, noyau.

L'appareil buccal présente une particularité assez curieuse. Le pharynx s'ouvre au fond du vestibule, à l'opposé du disque; il s'incline vers l'intérieur de l'individu. Sous la poussée du courant alimentaire, le pharynx se gonfle, puis il se contracte et un bol alimentaire s'engage dans un canal élastique pharyngien qui se courbe aussitôt, passant au tiers de la hauteur du corps. Lentement alors, le pharynx se déplace et s'incline vers l'intérieur; il se gonfle de nouveau et un second bol est envoyé dans un second canal qui passe au-dessous du premier en suivant de près le bord ventral de l'Infusoire et en se recourbant au quart de la hauteur totale. Le pharynx, pendant ce temps, revient à sa position initiale et le même cycle recommence, presque toujours régulièrement. D'après un dessin de Stein (Die Infusonsthiere), *Opercularia berberina* pourrait présenter une disposition analogue.

Le noyau de l'*Opercularia Fabrei* est long (110 μ environ) et

recourbé; traité par le vert malachite, il montre des microsomes et un certain nombre de macrosomes ou nucléoles, sphériques ou ovoïdes.

L'endoplasma est bourré de granulations et renferme une certaine quantité de bols alimentaires. Comme chez les *Opercularia*, un faisceau de myonèmes longitudinaux tapisse l'ectoplasma dont il se sépare tout à coup pour s'attacher à la base de l'individu. L'ectoplasma est finement strié transversalement.

Le pédoncule rigide, transparent et régulier, très légèrement plissé extérieurement, est à l'intérieur strié longitudinalement, avec de distance en distance une fine strie obscure transversale.

L'individu observé, trouvé aux mêmes lieu et jour que l'espèce précédente, était fixé sur l'appendice respiratoire d'une larve d'*Eristalis*.

DIAGNOSE : *Opercularia Fabrei*, sp. nov. (E. Fauré). Individu irrégulièrement ovoïde, long de 120 μ environ, large de moitié; disque allongé, digitiforme, naissant presque au fond de la cavité vestibulaire; frange adorale décrivant 2 tours d'hélice dont un très allongé; collerette très épaisse; noyau très long, recourbé, 2 canaux pharyngiens, pédoncule régulier. Habitat : un seul individu observé sur le tube respiratoire d'une larve d'*Eristalis*, ruisseau dans le parc de St-Cloud (S.-et-O.), sept. 1903.

Opercularia microdiscum (nov. sp.).

Morphologie. — *Opercularia microdiscum* se présente sous la forme de colonies pouvant mesurer 0 mm. 5. Les individus varient, comme longueur de 90 à 70 μ environ, la largeur variant en proportion inverse de 35 à 40 μ. Le corps est ovoïde, massif, tronqué à sa partie supérieure; le pédoncule ramifié est rigide. Les colonies très élégantes par suite de la longueur des ramifications du pédoncule, peuvent dépasser 1/2 mm. en hauteur.

Semblable quant à la forme à celui de l'espèce précédente, le disque de l'*O. microdiscum* est extrêmement réduit. A peine large de 5 à 6 μ, sa longueur n'en dépasse guère 15 ou 20. Il s'insère sur le côté dorsal de la cavité vestibulaire. La frange adorale décrit autour de lui un premier tour d'hélice allongé, puis un

second limitant le disque proprement dit, minuscule surface circulaire surmontée par un mamelon central. La collerette, qui, à proprement parler, n'existe plus chez ces espèces, est très épaisse, comme chez *O. Fabrei.* Le vestibule comprend, dans sa partie supérieure, une excavation limitée par la collerette, dans laquelle se trouve le disque, et correspondant à la cavité vestibulaire des espèces précédentes et des *Opercularia*; cette cavité, proportionnée au disque, est très petite par rapport à la masse de l'Infusoire, mais elle se prolonge en un canal long et étroit, véritable vestibule à peine plus large que le disque, qui décrit dans l'endoplasma un tour d'hélice allongé, se dirigeant d'abord à droite du côté dorsal, puis à gauche du côté ventral. La frange adorale pénètre dans ce vestibule sous forme de membrane ondulante et y décrit au moins une spire; au fond du tube s'ouvre le cytostome suivi du pharynx et du canal pharyngien qui descend assez profondément, puis remonte presque jusqu'à moitié de la hauteur du corps.

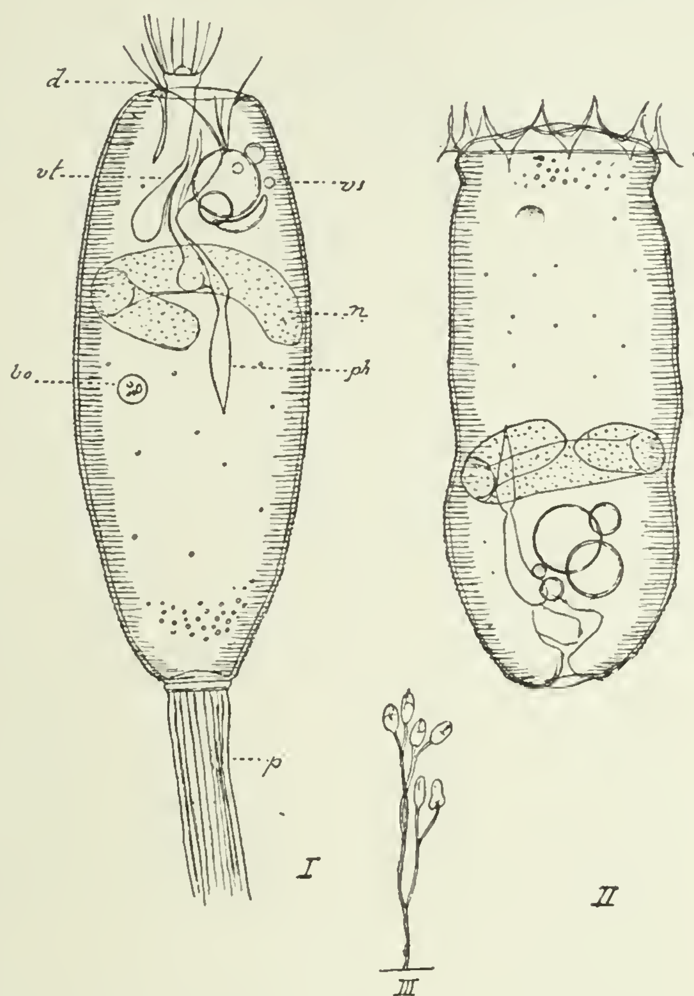


Fig. 4. — *Opercularia microdiscum* : I. *d*, disque *vt*, vestibule; *bo*, bols alimentaires; *vs*, vésicule excrétrice; *n*, noyau; *ph*, pharynx. — II. Individu libre, nageant. — III. Aspect d'une colonie.

La vésicule excrétrice s'ouvre dans le vestibule; elle est *toujours* entourée d'un véritable *champ vacuolaire* comprenant une quantité de vacuoles formatrices de toutes dimensions; ceci montre l'activité de la fonction excrétrice chez cette espèce.

Le noyau est assez long et recourbé; sa situation est dans le plan transversal. Traité par le vert de méthyle acétique, il montre la structure ordinaire de la chromatine, résolue en microsomes avec, chez quelques individus, des vacuoles contenant des macrosomes sphériques comme le noyau de l'*Op. Fabrei.*

Le système musculaire est peu visible; il comprend le faisceau des myonèmes internes qui viennent se fixer à la partie inférieure de l'individu.

Le pédoncule rigide est transparent, régulier, lisse, finement strié intérieurement; ses ramifications sont dichotomes. Il s'élargit un peu, formant un mince bourrelet à la base de chaque individu.

La division et la conjugaison n'ont pas été observées. La libération des individus est assez caractéristique. Quand un *O. microdiscum* va quitter son pédoncule, il se rétracte de telle sorte que sa base avec l'attache du pédoncule se trouve invaginée, la partie inférieure du corps formant un énorme repli au fond duquel se trouve le sillon; la couronne ciliaire inférieure se developpe donc en membrane ondulante dans un abri remarquable. Lorsque l'individu est détaché, il se dévagine; la couronne ciliaire étant très rapprochée de la base, limite une surface circulaire presque plane, sur laquelle on distingue à peine le point d'attache du pédoncule; la membrane ondulante, formée par la soudure des membranelles est parcourue par des vagues régulières; l'Infusoire nage vite, cette couronne en avant, le disque et la collerette contractés. L'ectosarque de ces Infusoires est garni de fines stries transversales.

Biologie. — Une chose frappe au premier abord chez *O. microdiscum* : la petitesse des organes de l'alimentation par rapport à la masse de cytoplasma homogène qui forme chaque individu; cette remarque est corroborée par le très petit nombre des vacuoles alimentaires simultanément présentes dans l'endoplasma (deux au plus, souvent aucune), ainsi que par le peu de granulations visibles. D'autre part, la vésicule excrétrice est très développée. Tout ceci tend à montrer que d'actifs échanges osmotiques doivent avoir lieu entre l'Infusoire et le milieu extérieur; étant donné ces faits, on peut se demander si l'alimentation de cet *Opercularia* ne serait pas partiellement saprophytique. Cette espèce d'ailleurs a été trouvée sur des larves d'*Eristalis* au milieu de détritus, dans un ruisseau des environs de Versailles, dont l'eau, moins que claire, coule sur un fond de vase noire et puante, remplie de matières organiques en décom-

position ; les plus nombreux habitants de ce lieu sont de grandes Bactériacées. Le petit nombre des individus récoltés ne m'a pas permis, malheureusement, l'étude de ce point intéressant.

DIAGNOSE : *Opercularia microdiscum*, nov. sp. (E. Fauré). Individus ovoïdes de 90 à 70 μ; colonies de 1/2 mm. ; disque semblable à celui des espèces précédentes, mais très réduit; cavité vestibulaire se terminant par un long et mince vestibule; vésicule excrétrice importante; noyau long, courbé, transversal; pédoncule dichotome. Provenance : quelques colonies trouvées sur l'appendice respiratoire d'une larve d'*Eristalis* dans un ruisseau, le Chesnay, près de Versailles, octobre 1903.

Je ne serais pas étonné que cette espèce ait déjà été observée et confondue avec l'*Epistylis coarctata* de Claparède et Lachmann. C'est ainsi que M. J. Roux, dans son bel ouvrage sur la faune infusorienne des environs de Genève, décrit sous le nom d'*Opercularia coarctata* Cl. et L., une espèce qui présente avec la mienne quelques rapports. Le corps est assez massif, long de 60 à 65 μ, large de 25 à 27, « ovoïde, élargi en arrière, très étroit en avant... disque ciliaire peu élevé, vestibule bien développé... macronucleus en forme de courte bande arquée placée transversalement ». L'examen de la figure ne permet pas de se rendre exactement compte de la forme du disque; mais il semble plus étroit que celui de l'espèce figurée par Claparède et Lachmann, et la disposition en *opercule* y est moins nettement exprimée. Le vestibule est étroit et assez long; la vésicule excrétrice normale ; l'endoplasma est assez clair; enfin cette espèce, assez fréquente, « ne craint pas l'eau putréfiée ». Elle a été trouvée dans des infusions de foin [1].

Au point de vue de la phylogenèse, ce groupe nouveau d'*Opercularia* dérive immédiatement du type classique de ce genre. La transition est indiquée par deux espèces que j'ai cru pouvoir identifier avec *Opercularia stenostoma* de Stein (*Epistylis stenost.* d'Udekem) et *Epistylis coarctata* de Claparède et Lachmann (*Opercularia*, Stein).

1. J. Roux, Faune infusorienne des eaux stagnantes des environs de Genève, p. 130, Pl. VIII, fig. 15.

D'après mes observations, *Opercularia stenostoma* se distingue un peu des autres formes de ce genre, par son disque qui, tout en gardant la disposition et l'aspect d'un « opercule », s'allonge un peu verticalement, ce qui détache les deux tours d'hélice de la frange adorale, lesquels se touchent étroitement chez *Opercularia articulata* par exemple.

Les individus mesurent environ 95 µ sur une longueur moitié moindre. La forme du corps, du vestibule, de la vésicule excrétrice et du noyau, est à peu près la même que chez les autres *Opercularia*. Le système musculaire interne, assez important, est formé de petits faisceaux de myonèmes, fixés à la partie inférieure du corps et qui se dissocient en donnant l'apparence d'une dichotomie avant de se fixer à l'ectoplasma. Le pédoncule rigide, finement strié et ramifié de cette espèce est extrêmement court, ce qui donne aux colonies un aspect caractéristique. J'ai trouvé cet Infusoire en abondance sur les *Asellus aquaticus* de l'étang d'Ursine à Chaville, en août 1903. (D'Udekem ne l'a observé, aux environs de Bruxelles, que sur *la tête* des Aselles ; peut-être y a-t-il là une différence de variété). La forme du disque, le développement du système musculaire, la faible hauteur du pédoncule, et l'habitat, rapprochent cet *Opercularia* de l'*Op. Henneguyi*.

Pour *Epistylis coarctata*, la figure donnée par Claparède et Lachmann n'est peut-être pas assez explicative pour permettre d'apprécier les caractères de transition qui nous occupent en ce moment ; mais, d'après mes observations, cet Infusoire qui est petit, mince, et comme rétréci, — d'où son nom — possède un disque relativement étroit puisqu'il ne mesure que la moitié du diamètre de la collerette ; sa hauteur est faible : les 2/3 de son diamètre environ ; quant à sa base, au lieu de s'excaver largement comme chez les *Opercularia* types, elle est presque aussi large que le disque. Celui-ci est surmonté par un petit mamelon. Ces caractères rapprochent donc le disque de cette forme de celui de mes espèces, à ceci près que la frange adorale, au lieu d'être en hélice allongée, circonscrit un véritable disque, en décrivant deux tours d'hélice qui, bien que distincts, sont serrés l'un contre l'autre. Cette disposition absolument normale, suffit pour

ranger cette espèce dans le groupe classique des *Opercularia*[1] (Stein).

Il est facile de montrer que ces deux espèces ne peuvent dériver l'une de l'autre. En effet, le disque d'*Op. stenostoma* est encore large, en forme de couvercle, alors que les deux tours de la frange adorale sont déjà allongés, tandis que le disque d'*Op. coarctata* est déjà rétréci et cylindrique, alors que la frange décrit deux tours serrés. Comme *Op. coarctata* est une transition très logique, il faut donc admettre : soit que *Op. stenostoma* soit un retour vers le type *Opercularia*, soit que le nouveau groupe ait une double filiation telle que celle-ci :

Opercularia. < *Op. stenostoma — Op. Henneguyi.*
Op. coarctata — Op. gracilis — Fabrei — microdiscum.

Cette hypothèse est d'autant plus vraisemblable que *O. stenostoma* a plus d'affinités avec *O. Henneguyi* qu'avec *O. gracilis*, tandis que *O. coarctata* est plus voisine de *O. gracilis* que de *O. Henneguyi.*

Ces deux espèces d'*Opercularia* précisent donc la place que doit occuper dans la systématique mon nouveau groupe.

Pour être complet, il reste à examiner rapidement quelles causes ont pu présider à l'élaboration de ces nouvelles formes et pour cela, il faut d'abord savoir ce que c'est qu'un *Opercularia.* L'explication mécanique de la famille des Vorticellidæ n'est pas à faire ici ; prenons donc toute faite la forme *Vorticella* : on en déduit facilement les genres : *Carchesium, Zoothamnium, Epistylis, Opercularia.* Chez *Carchesium, Zoothamnium* et *Epistylis,* la cuticule possède une certaine élasticité qui permet l'existence de la large collerette, rabattue à l'extérieur pendant l'extension, rabattue sur le disque pendant la contraction ; chez ces espèces, la mobilité du disque est faible. Si, pour une raison physiologique, l'ectoplasma devient plus résistant, plus rigide,

1. A. Stokes décrit sous le nom de *Pyxidium urceolatum* une Vorticellide dont le disque étroit et élevé présente une disposition très voisine de celui de *O. coarctata* tel que je l'ai observé. L'absence de détails suffisants m'empêche de m'étendre davantage sur cette intéressante forme américaine. Voir *Proceed. of the Amer. Philos. Soc.*, 1886, p. 562.

et que la sélection naturelle fixe cette disposition[1], cette collerette ne pourra plus exister; les bords de la cuticule ne pourront que se rapprocher, par la contraction du sphincter de la collerette. Mais il s'agit toujours de protéger le disque, partie importante puisqu'elle assure l'alimentation, et sensible puisqu'elle seule, à l'état ordinaire, porte de délicats organes de mouvement. C'est le disque qui prendra cette mobilité disparue; la collerette ne se rabat plus *sur* lui : il se rétractera *sous* elle; elle ne se rabat plus en dehors : il la dépassera. Et ceci s'explique par le jeu même de la vie de l'Infusoire, qui, volontairement ou non, s'étire vers la nourriture, et se rétracte à la moindre inquiétude. On arrive ainsi à ces disques pédonculés, qui s'étalent hors de l'Infusoire, et se rétractent brusquement dans les profondeurs de la cavité vestibulaire. Mais l'application des principes de Lamarck, qui a suffi pour former ce type, montre que par *l'usage* cette disposition doit s'exagérer encore pour combiner le meilleur rendement, au point de vue alimentaire avec la plus grande sécurité. Elle le fait de deux façons : ou bien le disque se pédiculise davantage, et devenant plus mobile bascule en arrière pour diriger le courant alimentaire sur la membrane de Lachmann (*Opercularia nutans*), ou bien, il s'allonge lui-même longitudinalement, ce qui sépare les deux tours de la frange, et produit cette hélice vibratile de mes nouveaux *Opercularia*, dont l'extension et la rétraction sont si faciles et qui dirige le courant alimentaire normalement à la cavité vestibulaire dont elle occupe presque le centre. Les *Op. Hennequyi*, *gracilis*, *Fabrei*, fixent les étapes de cette transformation par *automorphose*. Pour *Op. microdiscum*, une autre explication s'impose. Une transformation physiologique, due sans doute au milieu (allomorphose) et produisant, comme il a été dit plus haut, quelque changement dans le mode de nutrition, a pu entraîner par *défaut d'usage* une régression des organes de l'alimentation.

Ce nouveau groupe d'*Opercularia* apparaît donc comme une des conclusions logiques du genre. C'est un fait de plus, pour

1. La cohabitation avec des Infusoires suceurs tels que les *Acinétiens* (que j'ai observée possible pour les *Opercularia*) peut être une cause de sélection.

montrer le caractère des groupes zoologiques dont l'élaboration a déjà nécessité de nombreuses et profondes transformations ayant pour résultat un type fortement différencié tel que le type *Vorticellidæ*. Celui-ci n'est plus susceptible d'acquérir des caractères nouveaux, et les transformations dont il est l'objet ne se bornent plus qu'à des modifications de détails, d'organes préexistants.

Bibliographie.

O. Bütschli. — *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs*, I, Protozoa.
Claparède et Lachmann. — *Étude sur les Infusoires et les Rhizopodes.*
J. Roux. — *Faune infusorienne des eaux stagnantes des environs de Genève*, 1901.
Stein. — *Die Infusionsthiere.*
A. Stokes. — Notice of new Fresch Water Infusoria. *Amer. monthly microsc. Journal*, vol. VI, 1886.
J. d'Udekem. — Description des Infusoires de la Belgique. *Mémoires de l'Académie Royale de Belgique*, t. XXXIV.

Le gérant : P. Bouchez.

Coulommiers. — Imp Paul BRODARD.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DU FAISCEAU VESTIBULO-SPINAL

Par le Dr F.-G. d'HOLLANDER

(*Travail fait à l'Institut neurologique Senckenberg, à Francfort-sur-Mein. Directeur, Prof. L. Edinger.*)

PLANCHE VIII.

Nous savons aujourd'hui que le noyau de Deiters, considéré autrefois comme partie constituante de l'appareil acoustique, ne fournit point de racines du nerf vestibulaire; qu'il n'a que des rapports indirects avec ce nerf; nous savons aussi qu'il est traversé et fourni de collatérales par les fibres cérébelleuses présidant, selon toute probabilité, au maintien de l'équilibre et à la tonicité nerveuse. Les faisceaux propres, auxquels le noyau de Deiters donne origine, sont actuellement au nombre de deux : d'abord un système de fibres entrant dans la constitution du faisceau longitudinal dorsal, découvert par **S. Ramon y Cajal**; ensuite, un faisceau descendant dans le cordon antéro-latéral de la moelle, découvert par **Held**.

Dans la nouvelle nomenclature, adoptée dans le traité d'**Edinger** (dont vient de paraître la 7e édition), ce dernier faisceau porte le nom de faisceau « *vestibulo-spinal* », eu égard à ses rapports intimes avec le nerf vestibulaire.

Son existence a été prouvée surtout par voie expérimentale et pathologique; en effet, chez la plupart des animaux son développement est trop faible pour que, par la seule observation microscopique, on puisse le distinguer des autres systèmes de la moelle.

Nous avons eu l'occasion d'étudier quelques espèces ani-

males, chez lesquelles le faisceau vestibulo-spinal acquiert un volume tel que le simple examen des coupes — toutes traitées d'après la méthode de **Weigert** — suffit à établir son identité. Ce faisceau a été si peu étudié jusqu'ici — dans la plupart des traités classiques il n'en est pas même fait mention; — l'intérêt physiologique qui s'y attache nous paraît si important, que nous désirons présenter les résultats de nos recherches. Eussions-nous seulement attiré l'attention sur son existence et sur sa situation dans la moelle, nous nous estimerions satisfait.

La figure 1 représente une coupe de la moelle allongée de Chauve-Souris (*Vesperugo noctula*) faite au niveau de la sortie des nerfs facial et acoustique. On y observe un système particulier de fibres nerveuses lâchement agencées en faisceau. Ce faisceau prend origine dans le noyau de Deiters par de fines fibrilles; il se dirige de haut en bas et de dehors en dedans, en restant à une certaine distance du ruban de Reil. Son tiers supérieur est fortement incurvé; la direction des deux tiers inférieurs est presque rectiligne. Dans ce trajet, il est croisé par la racine de sortie du nerf facial; lui-même croise les fibres qui de l'olive supérieure se rendent vers le noyau du nerf oculo-moteur externe; plus loin, il court du côté médial de l'olive supérieure.

On peut le poursuivre sur une longue série de coupes faites dans des régions postérieures à celle représentée par la figure 1. Au fur et à mesure qu'on se rapproche de la moelle épinière, sa partie dorsale (originelle) diminue insensiblement de volume — pour disparaître bientôt complètement — au profit de sa partie ventrale qui ne fait que gagner en longueur. Dans les régions les plus caudales de la moelle allongée, là où l'on ne trouve plus de traces du noyau de Deiters, le faisceau est représenté par un tronc de fibres s'étendant, suivant une ligne légèrement courbe, des parties dorsales de la substance réticulaire jusque dans les régions marginales du cordon antéro-latéral. Cet examen successif des coupes prouve que le faisceau en question suit une direction d'avant en arrière, du noyau de Deiters vers la moelle épinière. Sur une coupe sagittale on peut s'en convaincre facilement; on voit alors, en toute évidence, que les

fibres du faisceau décrit entrent réellement dans le cordon antéro-latéral de la moelle épinière.

Les rapports du faisceau vestibulo-spinal avec le nerf vestibulaire, qu'on range généralement dans le système préposé au maintien de l'équilibre, permettent de croire qu'il n'est pas étranger à cette fonction. On s'explique ainsi facilement son développement extraordinaire chez la Chauve-Souris, un animal chez lequel le sens de l'équilibre joue sans aucun doute un rôle considérable. Inspiré par ces idées, nous avons étudié une série d'animaux, dont le genre de vie faisait supposer un appareil d'équilibre bien conditionné. La riche collection de préparations de l'Institut neurologique Senckenberg nous offrait sous ce rapport un matériel des plus favorables. Nous pouvons dire que nos prévisions se sont en grande partie réalisées.

L'Écureuil (*Sciurus vulgaris*), dont le saut vif et léger est bien connu, nous semblait tout indiqué pour cette étude. Dans la figure 2 nous avons représenté une coupe de la moelle allongée de cet animal, la section a porté à peu près au même niveau que celui de la coupe 1. Le noyau de Deiters possède ici un volume considérable. On en voit sortir plusieurs fibres nerveuses dont la direction, la situation et les rapports rappellent absolument ceux du faisceau décrit chez la Chauve-Souris; aussi nous n'hésitons pas à les identifier avec ce dernier. Sans s'agencer en faisceau compact, elles sont cependant assez individualisées pour qu'on puisse les distinguer des formations environnantes. Des images analogues sont décrites chez le Chat par **Held** (11) et chez le Lapin par **Kölliker** (14).

La coupe de la figure 3 est empruntée à la moelle allongée du Kangourou (*Halmaturus giganteus*). On y remarque un faisceau très épais traversant la moelle dans toute son épaisseur, depuis le noyau de Deiters jusque près du bord du cordon antéro-latéral. Outre son épaisseur, un autre caractère le distingue encore du faisceau étudié chez la Chauve-Souris. Comme on le voit en inspectant la figure 3, il ne croise pas le faisceau de l'olive supérieure; il reste le long de son bord externe, pour se perdre dans les régions marginales du cordon antéro-latéral, du côté latéral de l'olive supérieure et du côté médial de la

racine ascendante du nerf trijumeau. Nous ne voyons pas cependant que cette différence dans la position puisse constituer une raison suffisante pour ne pas homologuer ce faisceau avec le faisceau vestibulo-spinal de la Chauve-Souris et de l'Écureuil. Quiconque se rappelle la marche et le saut particulier du Kangourou, ne niera point le rôle tout à fait important qu'y joue le sens de l'équilibre. On peut s'expliquer ainsi le développement considérable du faisceau vestibulo-spinal. Malheureusement la série des coupes n'était pas assez complète pour déterminer que le faisceau décrit prend naissance par de fines fibrilles dans le noyau de Deiters. A la rigueur on pourrait nous objecter que ce faisceau descend du cervelet. Les autres animaux examinés : le Hamster (*Cricetus frumentarius*), le Hérisson (*Erinaceus europæus*) et deux espèces de Singes (*Inuus ecaudatus* et *Hapale*) nous ont donné des résultats négatifs. Est-ce à dire que le faisceau en question n'existe pas chez ces animaux? Certainement non. En effet, chez le Singe, comme on le verra plus loin, son existence a été prouvée expérimentalement. Seulement chez ces animaux son développement restreint ne permet pas de le distinguer par nos moyens ordinaires.

Dans le travail consciencieux de **Dräseke** (5) sur les Pinnipèdes : *Phoca barbata* et *Trichechus rosmarus*, et les nombreuses figures qui l'accompagnent, il n'est point fait mention du faisceau vestibulo-spinal; il en est de même pour le *Sphalax typhlus*, examiné par **L. v. Frankl-Hochwart** (37), et pour la Souris (*Mus*) étudiée par **B. Haller** (9). **R. Hatschek** et **H. Schlesinger** (10), qui ont décrit la moelle allongée du *Delphinus delphis*, ont observé des parties du système vestibulo-spinal, sans les avoir identifiées cependant. Sur une de leurs figures empruntée à la région du nerf hypoglosse, on les distingue très bien. « ..... Anderseits sieht man (aus dem Deiter'schen Kern) Fasern ventromedial abgehen, deren weiterer Verlauf sich jedoch schwer bestimmen lässt. Ob direkte Kleinhirnfasern in die Formatio reticularis treten, lässt sich nicht sicher nachweisen... »

Certes, il a coûté un grand nombre de travaux avant qu'on parvînt à distinguer le faisceau vestibulo-spinal d'autres faisceaux qui relieraient le cervelet à la moelle épinière.

L'historique suivant nous offre un bel exemple des difficultés inhérentes à la détermination de nouveaux faisceaux nerveux; il montre aussi la témérité qu'il y aurait de vouloir imposer des découvertes basées sur une seule et unique observation.

Déjà en 1885, Marchi et Algheri (17), à la suite de lésions expérimentales du cervelet, avaient observé dans la moelle un système de fibres subissant la dégénérescence descendante.

Durant les années suivantes jusqu'en 1898, de nombreux travaux, la plupart expérimentaux, semblent confirmer ces résultats. Je citerai v. Bechterew (36), S. Ramon y Cajal (27, c), Biedl (2) et Basilewski (1) (ces deux par des sections du corps restiforme), W. Mott (19), Marie (18), Hoche (12), Botazzi, Thomas (32), Teljatnik (30), Quensel (26), Klimoff (13).

En opposition avec ces auteurs, nous rencontrons Pellizzi (23), Ferrier et Turner (8) et Risien Russell (28), qui nient absolument ces résultats. Déjà en 1894, Ferrier et Turner et plus tard, en 1897, Russell, par des études expérimentales, ont émis l'avis que les fibres du névraxe subissant la dégénérescence, consécutivement à des lésions cérébelleuses, proviennent uniquement du noyau de Deiters, lésé accidentellement pendant l'opération.

Les résultats négatifs de Münzer et Wiener (20), à la suite d'opérations pratiquées sur le cervelet, s'expliquent probablement par le fait qu'ils ont épargné le noyau de Deiters.

En 1891 Held (11), par l'étude du développement des gaines myéliniques, décrivit chez le jeune Chat un système de fibres sortant du noyau de Deiters et descendant dans le cordon antéro-latéral de la moelle. Avant lui cependant des parties du système vestibulo-spinal avaient été observées par Bruce (3) et Obersteiner (18). Les observations de Sala (29) chez le Chat, au moyen de la méthode de Golgi, et de Kölliker (14), chez le Chat et le Lapin nouveau-nés, concordent avec celles de Held.

Held (11) le premier, par des études purement anatomiques, donna droit de cité au faisceau vestibulo-spinal. Comme on a pu s'en convaincre par la littérature précédente, avant cet auteur et même après lui, jusqu'en 1898, les résultats des travaux expérimentaux étaient si contradictoires qu'on ne pouvait guère se former d'opinion.

En 1898, nous est fournie la preuve décisive de l'existence du faisceau vestibulo-spinal. Tschermak (33), par des lésions du noyau de Deiters, provoque la dégénérescence du faisceau vestibulo-spinal, confirmant ainsi l'opinion de Ferrier (8), Turner (8) et Russell (28). Collier et Buzzard (4), chez le Chat et le Singe, et Probst (24) par ses expériences multiples et variées, chez le Chat et le Chien, arrivent au même résultat.

Vers l'année 1901, Thiele (31) par l'étude d'un cas de tubercule du cervelet, et Probst et v. Wieg (25) par un cas de tumeur du cervelet prouvent l'existence aussi chez l'Homme de la voie vestibulo-spinale. Il convient aussi de citer les expériences de Kohnstamm (15) chez le Lapin, de Lloyd (16) chez le Chat et le Singe, de Van Gehuchten (34) et de Monakow (38) chez le Lapin; après des hémisections de la moelle cervicale supérieure, ces auteurs ont observé la chromolyse des cellules du noyau de Deiters.

Pour S. Ramon y Cajal (27, c) une partie des fibres vestibulo-spinales proviendraient du noyau de Bechterew. Enfin, Orestano (22) prétend que le noyau de Deiters n'est point l'origine du faisceau s'engageant dans la moelle épinière, mais bien le corps dentelé du cervelet.

Plusieurs auteurs, parmi lesquels Tschermak (33), Collier et Buzzard (4), S. Ramon y Cajal (27, b), Probst (24) et d'autres sont d'avis que le noyau de Deiters possède aussi des fibres centripètes; en d'autres mots, à l'instar de plusieurs voies cérébrales, le faisceau vestibulo-spinal serait à double courant.

Enfin, tout récemment Van Gehuchten (35), par des expériences chez le Lapin (méth. de Marchi), arrive à la conclusion « que le faisceau vestibulo-spinal est un faisceau exclusivement descendant ou moteur ayant ses cellules d'origine dans le noyau de Deiters. »

Quelle conclusion peut-on tirer de cette courte étude?

Se rappelant les rapports étroits du faisceau vestibulo-spinal avec le nerf vestibulaire, et le rôle physiologique attribué généralement à ce dernier; considérant, d'autre part, le développement extraordinaire de ce faisceau chez les animaux, dans les mouvements desquels le sens de l'équilibre doit jouer un rôle

important, et sa petitesse, au point que le simple examen microscopique ne suffit à le déceler, chez les espèces animales dont le genre de vie semble moins réclamer ce mécanisme régulateur, il est permis, me semble-t-il, de réserver au faisceau vestibulo-spinal une place dans le système complexe qui sert de substratum anatomique au mécanisme de l'équilibre animal.

Francfort-sur-Mein, mars 1904.

Liste des auteurs cités.

1. Basileswki. — *Neurolog. Centralblatt*, 1896.
2. Biedl. — *Neurol. Centralblatt*, 1895.
3. Bruce. — *Proceed. of the Royal Soc. of Edinburgh*, 1888-89, vol. XVIII.
4. Collier et Buzzard. — *Brain*, XXIV, 1901.
5. Dräseke (J.). — Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Medulla oblongata der Wirbeltiere, speciell mit Rücksicht auf die Medulla oblongata der Pinnipedier. *Monatschrift f. Psych. u. Neurol.*, 1900.
6. Edinger (L.). — *Bau der nervöse Centralorgane*, 7e Auflage, 1904.
7. Edinger (L.) und Wallenberg (A.). — *Jahresbericht über die Leistingen auf dem Gebiete des Centralnervensystems*, 1901-1902.
8. Ferrier and Turner. — *Brain*, 1894, *Philos. Trans. of the Roy. Soc.*, 1895.
9. Haller (B.). — Vom Bau des Wirbelthiergehirns, III Theil. *Mus*, nebst Bemerkungen über das Hirn von Echidna. *Morpholog. Jahrb.*, XXVIII, 3, 1900.
10. Hatschek (R.) und Schlesinger (H.). — Der Hirnstamm des Delphins. *Arbeiten aus dem Neurol. Institut der Wiener Universität*, IX H., 1902.
11. Held (H.). — Die centralen Bahnen der Nervus Acusticus bei der Katze. *Arch. f. Anat. u. Phys.*, 1801.
12. Hoche. — *Arch. f. Psych.*, Bd. 28.
13. Klimoff. — Ueber die Leistungen des Kleinhirns. *Arch. f. Anat. u. Phys.*, 1899.
14. Kölliker. — *Handbuch des Gewebelehre*, Bd. III.
15. Kohnstamm. — Ueber Ursprungskerne spinaler Bahnen im Hirnstamm. *Arch. f. Psych.*, Bd. 32, 1899.
16. Lloyd. — On chromatolysis Deiters nucleus after hemisection of the cord. *Journ. of Physiol.*, Vol. 25, 1900.
17. Marchi e Algheri. — Sulle degenerazioni discende consecutive a lesioni sperimentali..., etc. *Riv. sper. di fren.*, 1885, 1886.
18. Marie. — *Leçons sur les maladies de la moelle*. Paris, 1892.
19. Mott (W.). — *Brain*, 1895.
20. Münzer und Wiener. — *Arch. f. Psych.*, Bd. 6.
21. Obersteiner. — *Nerv. Centralorgane*, 2 Aufl., 1891.
22. Orestano. — *Riv. di Pathol. nerv. et ment.*, 1901.
23. Pellizzi. — *Rivista speriment.*, 1895, XXI.
24. Probst. — Zur Anat. u. Phys. des Kleinhirns. *Arch. f. Psych.*, XXXV, 3, 1902.
25. Probst und v. Wieg. — Ueber die klinisch u. anatom. Ergebnisse eines Kleinhirntumors. *Jahrb. f. Psch.*, 1902.
26. Quensel. — *Neurolog. Centralblatt*, 1898, n° 11.
27. Ramon y Cajal, S. — *a*) Textura del sistema nervioso del Hombre y de los Vertebratos. 5 fasc., Madrid, 1901. — *b*) Studium der medulla oblongata. — *c*) *Ann. de la Soc. Esp. de hist. nat.*, 1894.
28. Russell (R.). — *Brain*, 1897, IV.

29. SALA. — *Arch. ital. de Biologie*, 1891.
30. TELJATNIK. — *Neurolog. Centralbl.*, 1897.
31. THIELE. — *Brain*, XCV, 1901.
32. THOMAS. — Le cervelet; *Étude anat., clin. et physiol.* Paris, G. Steinheil, 1897.
33. TSCHERMAK (A.). — *Arch. f. Anat. u. Phys. Anat., Abth.*, 1898.
34. VAN GEHUCHTEN. — La dégén. dite rétrograde. *Nevraxe*, V, 1902.
35. VAN GEHUCHTEN. — Connexions centrales du noyau de Deiters et des masses grises voisines. *Nevraxe*, VII, 1904.
36. VON BECHTEREW. — *Neurolog. Centralblatt*, 1890-95.
37. VON FRANKL-HOCHWART (L.). — *Zur Kentniss d. Anat. des Gehirns der Blindmaus* (Sphalax typhlus). *Arbeiten aus dem neurologischen Institute an der Wiener Universität*, VIII, II. 1902.
38. VON MONAKOW. — Zur Kenntniss des aüsseren Akustikuskern v. des Korpus restiforme. *Neurol. Centralbl.*, 1882.
39. ZIEHEN. — Nervensystem. *Aus dem Handbuch der Anatomie des Menschen* von Karl Bardeleben, 1901.

Explication de la planche VIII.

Les figures sont faites à l'aide de l'appareil à projection d'Edinger.

FIG. 1. — Coupe de la moelle allongée de Chauve-Souris. Gross. environ 12 fois. — *n, D*, noyau de Deiters; *c, q*, corps quadrijum.; *p, c, s*, pédoncule cérébelleux supérieur; *r, d*, rac. descend. du *n. V*, noyau V; *f, l*, faisceau longitudinal; *c*, cervelet; 4ᵉ *v.* : IVᵉ ventricule; *f, v, s*, faisceau vestibulo-spinal; *R, R*, ruban de Reil; *P*, pyramide; *f, o, s*, faisceau de l'olive supérieure; *o, s*, olive supérieure; *n. VIII*, noyau VIII; *C, r*, corps restiforme.

FIG. 2. — Coupe de la moelle allongée d'Écureuil. Gross. environ 10,5 fois. — *C, cervelet*; *C, r*, corps restiforme; *v*, vermis, 4ᵉ *v.*, IVᵉ ventricule; *f, v, s*, faisceau vestibulo-spinal; *f. l*, faisceau longitudinal; *r*, ruban de Reil; *n, D*, noyau de Deiters; *P*, pyramide; *c. t*, corps trapézoïde; *o, s*, olive supérieure; *n. VIII*, noyau VIII.

FIG. 3. — Coupe de la moelle allongée de Kangourou. Gross. environ 5,5 fois. — *C*, cervelet; *n, D*, noyau de Deiters; *n. VIII*, noyau VIII; *f, l*, faisceau longitudinal; *v*, vermis; 4ᵉ *v.*, IVᵉ ventricule; *f, v, s*, faisceau vestibulo-spinal; *P*, pyramide; *c. t*, corps trapézoïde; *o, s*, olive supérieure; *f, o, s*, faisceau de l'olive supérieure; *n. V*, noyau V; *r, d, VIII*, rac. descend VIII; *c. r*, corps restiforme.



Fig. 1

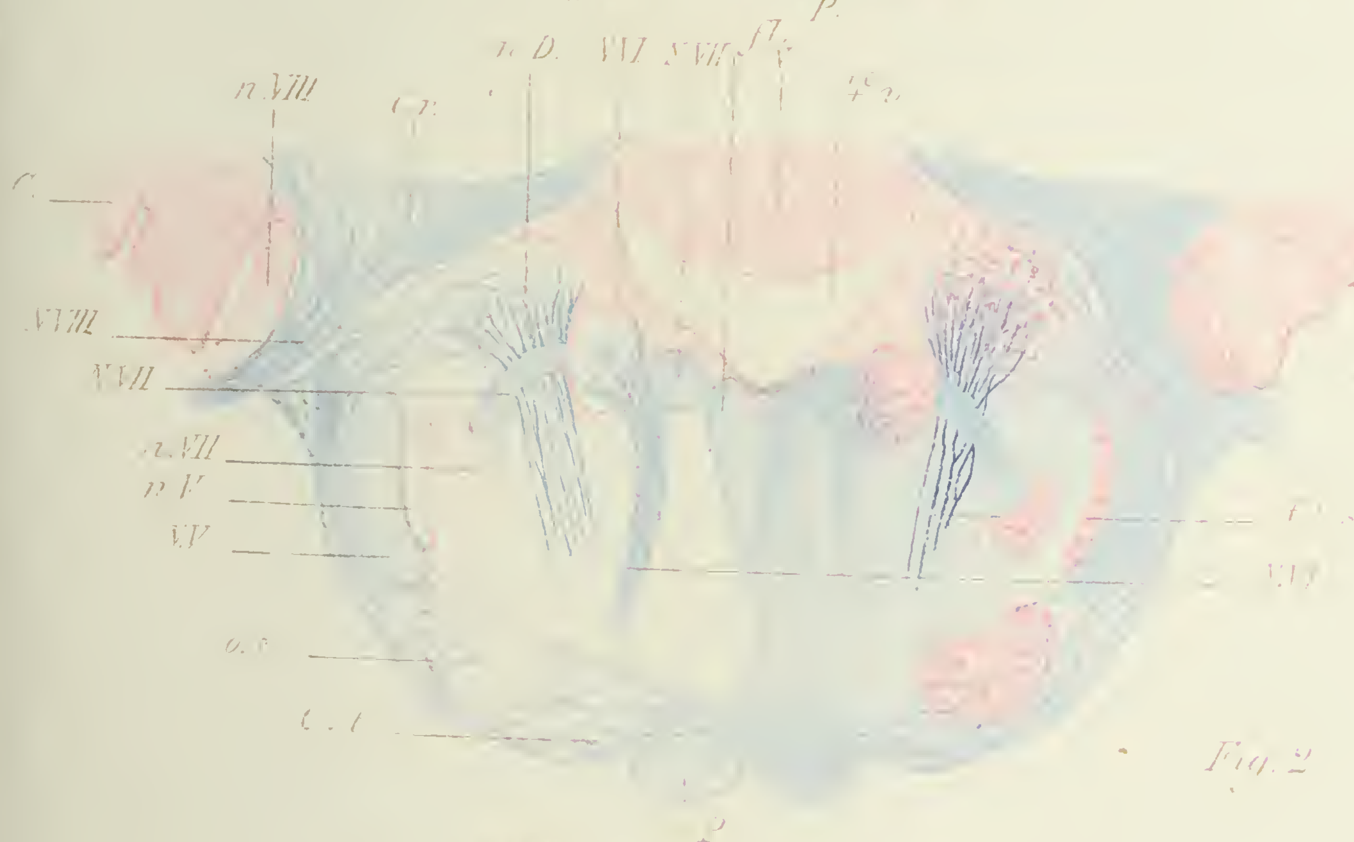


Fig. 2

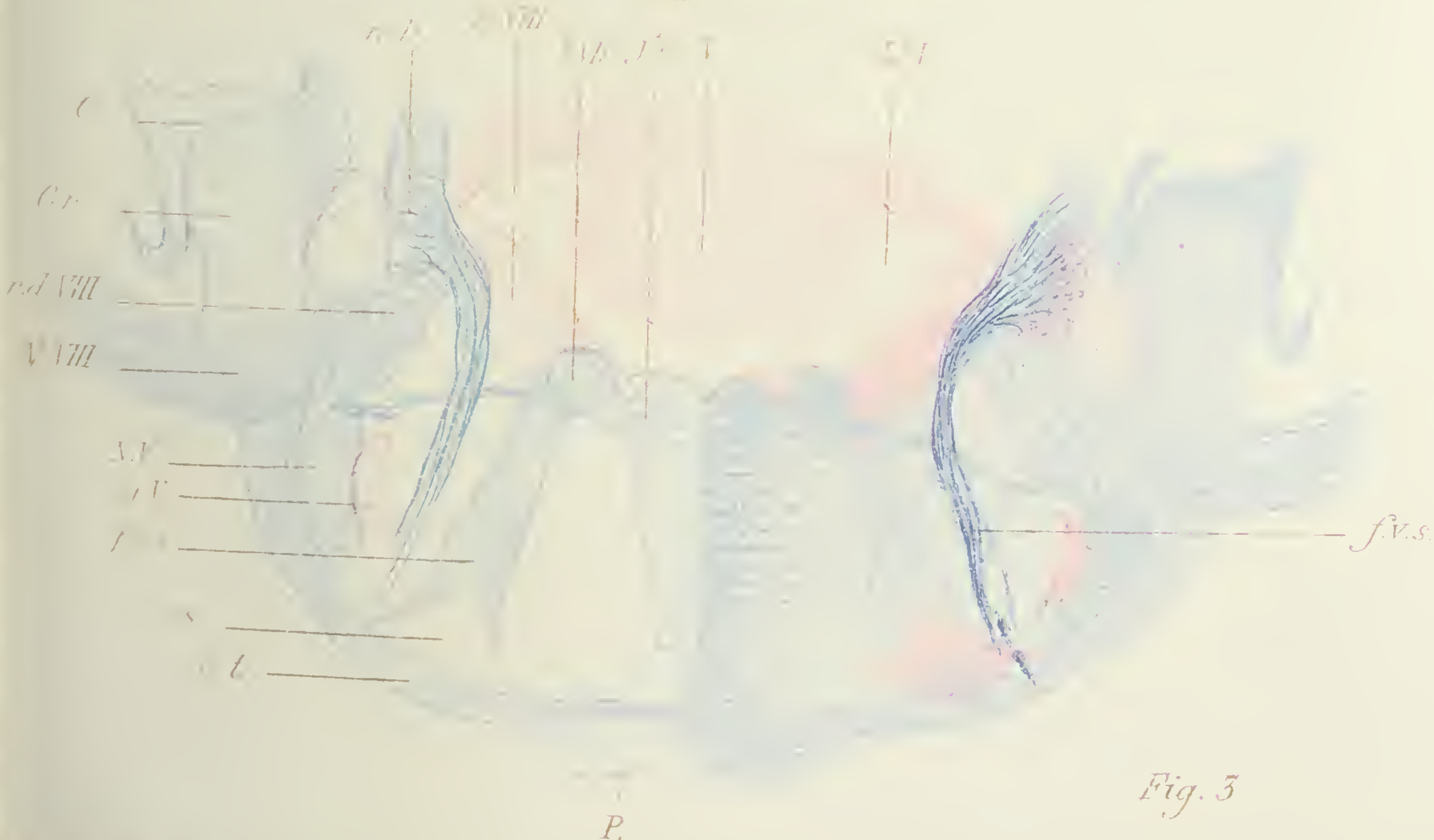


Fig. 3

SUR

LA PRÉSENCE D'UN « CORPS RÉDUCTEUR »

DANS LE TÉGUMENT CHITINEUX DES ARTHROPODES

Par Marcel **MIRANDE**

En étudiant la végétation de certains Champignons qui vivent aux dépens d'Insectes, j'ai été amené à observer, chez les Arthropodes, un fait qui m'a paru important et sur lequel je désire attirer l'attention des Biologistes. Le lecteur voudra donc bien excuser cette incursion d'un Botaniste dans un domaine qui lui est peu familier.

Le fait que je vais exposer m'a été présenté par un assez grand nombre d'individus pris parmi les Crustacés, les Myriapodes, les Arachnides et les Insectes, mais c'est principalement à ce dernier groupe que j'emprunterai mes exemples choisis parmi les espèces les plus communes.

Plaçons dans de la liqueur cupro-potassique de Fehling des larves ou des Insectes parfaits morts ou vivants; après un séjour de quelques minutes dans le réactif, portons à l'ébullition pendant quelques instants. Après un bon lavage à l'eau, isolons le tégument de l'animal et disposons-le pour l'observation. Pour cela il suffit, si l'Insecte est de petite taille, de l'écraser entre deux lames de verre et de le laver à plusieurs reprises jusqu'à ce qu'il soit complètement vidé. Ou bien, après avoir ouvert l'Insecte, on découpe des fragments de tégument que l'on nettoie avec soin. Le réactif et la chaleur ayant ramolli les organes internes et les ayant même dissous en partie, le tégument est facilement réduit à sa cuticule chitineuse. On peut ensuite monter le tégument, entier ou en fragments, dans la

glycérine, ou, d'une manière permanente, dans la gélatine glycérinée.

Si l'on observe alors le tégument au microscope, on voit qu'à l'intérieur de la cuticule chitineuse, mais dans sa partie superficielle, s'est effectué le dépôt bien connu de sous-oxyde de cuivre.

Ce précipité est tantôt jaune, tantôt rouge; on sait que cette couleur dépend de ce que l'oxyde cuivreux est ou non hydraté. Suivant l'Insecte considéré, le précipité se présente avec plusieurs dispositions différentes qui coexistent très fréquemment. Tantôt les fines granulations d'oxydule de cuivre sont répandues dans la cuticule d'une manière uniforme, tantôt elles sont disposées en amas réguliers; ou bien, réunies en amas très denses, elles forment, sur la surface du tégument, de larges plaques brunes. Cette forme de dépôt en plaque ne manque presque jamais, car elle est, nous le verrons plus loin, en relation avec les points d'insertion des muscles sous-cutanés de l'animal. Il se fait enfin, assez souvent, un dépôt en amas réguliers simulant des cellules. Ce dépôt en pseudo-cellules couvre parfois, surtout chez les larves, la surface entière du corps.

Le précipité se forme rigoureusement dans les points où se trouve le corps qui lui donne naissance. Autrement dit, les granules d'oxyde cuivreux ne se répandent, ni en dehors de l'Insecte au sein du réactif et dans le tube à essai où l'on fait l'opération, ni dans le liquide du porte-objet. Ces granules sont immobiles en la place même où ils se sont formés et on les met difficilement en mouvement par pression sur la lamelle. De plus, si, sur une même espèce, on recommence l'opération un grand nombre de fois, les granules cuivreux dessinent, sur le tégument, exactement les mêmes figures.

L'ammoniaque, les acides chlorhydrique et azotique dissolvent le précipité, mais plus lentement que lorsqu'on opère au sein d'une cellule végétale. Il faut, en effet, que le réactif ait le temps de traverser les strates chitineuses dans lesquelles sont enclavés les grains métalliques, quoiqu'ils soient placés dans la région superficielle au point que parfois on les croirait enchâssés à la surface même du tégument.

Si, au lieu de la liqueur de Fehling, on emploie du nitrate d'argent ou de l'iodure de mercure en solution alcaline (lessive de soude), on obtient encore, localisées de la même manière, de belles réductions métalliques.

Le tégument chitineux des Arthropodes contient donc un corps réducteur qu'il serait très intéressant de connaître, mais que les seuls moyens microchimiques sont, je crois, impuissants à définir avec une rigoureuse exactitude. L'analyse chimique ordinaire faite sur le corps isolé nous renseignera. J'espère tenter cette étude dans un prochain article.

Localisation du corps réducteur. — Étudions d'abord la localisation de ce corps réducteur chez quelques espèces; un petit nombre d'exemples est nécessaire, mais sera suffisamment instructif. Les préparations sont montées d'après le procédé indiqué plus haut et placées sous le microscope.

Larve de « Piophila casei ». — La larve de cette petite Mouche pullule parfois dans les fromages bleus, comme le fromage de Roquefort. La figure 1 représente, à un faible grossissement, une de ces larves, à un stade jeune, réduite à son tégument. Sur la surface de ce tégument, on voit des lignes régulièrement disposées formées par de larges plaques brunes. Chaque plaque est un amas très dense de précipité d'oxydule de cuivre. Ces plaques sont placées sur la partie superficielle du tégument chitineux et correspondent chacune avec la plage d'insertion d'un muscle sous-cutané, ainsi qu'on peut déjà le deviner, et comme il est facile de s'en assurer par une rapide dissection sous la loupe. L'inser-



Fig. 1. — Larve de *Piophila casei*, traitée à la liqueur de Fehling, réduite à son tégument. Chaque point noir représente une large plaque de précipité de sous-oxyde de cuivre. G = 30.

tion de ces muscles se fait à la face interne du tégument, au-dessous de ces taches brunes produites par le réactif cupro-potassique tout près de la face externe. Les zones articulaires des anneaux successifs sont nettement dessinées par des cercles de telles *plaques brunes supra-musculaires*. Les quatre premiers anneaux sont marqués par quatre cercles réguliers de plaques. Les autres cercles articulaires présentent au milieu de chaque face latérale du corps une petite boucle elliptique. Sur chaque anneau on remarque deux bandes longitudinales de plaques sur le milieu de chaque face latérale. A partir du quatrième anneau, compté depuis la partie antérieure terminée en pointe où se trouve la bouche, on remarque, sur la face ventrale, dans chaque anneau et assez rapprochée de la ligne d'articulation de deux anneaux successifs, une petite râpe formée par un arceau de deux ou trois rangées de dents chitineuses. Dans la concavité laissée entre ces rangées de dents, se trouve un arceau de plaques à précipité. Un autre arceau ventral de plaques se trouve, dans chaque anneau, en avant de l'arceau précédent. Sur la région dorsale, et sur chaque côté du corps, un peu au-dessus des bandes latérales, se trouvent trois petits groupes de plaques dont la figure 1 indique suffisamment la symétrie. Enfin la région postérieure du corps présente quelques plaques qui semblent assez irrégulièrement disposées.

On voit que l'on peut, par le moyen de la liqueur de Fehling, marquer avec une extrême netteté et sans en excepter une seule, toutes les plages d'insertions musculaires. Sur de telles préparations on peut donc compter avec facilité les points d'attache de tous les muscles, se rendre compte de leur disposition et de la symétrie de leur système.

Larve de « Calliphora vomitoria ». — Les anneaux de la grosse larve de la Mouche bleue de la viande, l'un des vulgaires asticots employés par les pêcheurs à la ligne, présentent, sur le tiers antérieur de leur longueur, des lignes circulaires plus ou moins ondulées, en nombre variable, mais souvent de sept ou huit, hérissées de dents chitineuses à une ou deux pointes, dirigées un peu en arrière. Les zones articulaires sont placées en avant de cette région dentée. Comme précédemment, les

surfaces articulaires sont marquées par des lignes de très grandes plaques à précipité d'oxyde cuivreux. Ces plaques sont de formes très irrégulières, souvent allongées dans le sens tangentiel, souvent en forme d'accent circonflexe. Le premier anneau antérieur présente trois lignes de plaques; c'est la région céphalique que l'on a considérée, à juste titre, comme formée de trois anneaux fusionnés. Sur les faces ventrale,



Fig. 2. — Partie postérieure stigmatique d'une larve de *Calliphora vomitoria* traitée à la liqueur de Fehling. G = 30.

dorsale, et latérales des anneaux, s'étendent des lignes d'insertions musculaires marquées, comme toujours, par de grandes plaques brunes à précipité. En outre, on trouve en assez grand nombre des plaques isolées, c'est-à-dire distribuées sans symétrie apparente. On peut obtenir, dans ces plaques, suivant l'état de l'Insecte, des précipités cuivreux très intenses; ordinairement on trouve un fin précipité débordant autour de la plaque. Les dents chitineuses sont creuses dans leur partie supérieure, et présentent souvent aussi un peu de précipité cuivreux.

La figure 2 représente, à un faible grossissement, la partie postérieure d'un de ces asticots au-dessus de la région anale,

c'est-à-dire l'écusson qui porte les deux stigmates postérieurs. Je n'ai indiqué d'une manière complète la localisation du précipité que dans la partie centrale de cet écusson. Les gros points noirs indiquent les plaques supra-musculaires, très riches en précipité; les petits points noirs indiquent les granules cuivreux en répartition diffuse. A la base de l'écusson se trouvent deux gros massifs de plaques musculaires réunis par un pont de plaques semblables. Faisant le tour des stigmates et marquant le front de l'écusson, se trouvent d'autres plaques brunes; enfin deux autres massifs de plaques, plus petits, se trouvent entre ces deux régions. Çà et là, au milieu de cet ensemble, se trouvent répandues d'autres plaques sans symétrie apparente. Le précipité en fins granules, quoique en répartition diffuse, marque cependant une localisation précise : autour des stigmates; un peu au bas; à droite et à gauche; dans deux massifs musculaires, puis sur le front de l'écusson. Au-dessus des deux massifs inférieurs de plaques supra-musculaires, se trouvent des zones ondulées de fins granules cuivreux; il y en a aussi dans ces massifs eux-mêmes.

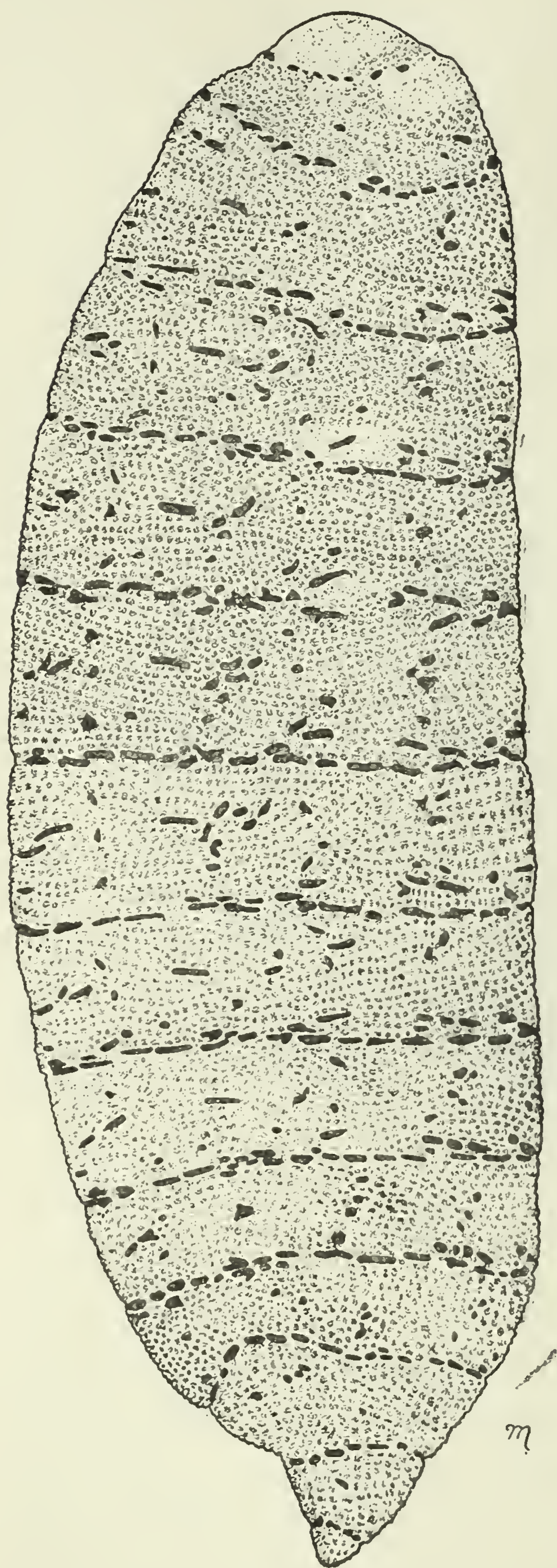


Fig. 3. — Larve de *Cecidomyia taraxaci*, traitée à la liqueur de Fehling, réduite à son tégument, et montrant la localisation du précipité de sous-oxyde de cuivre. Larges plaques supra-musculaires pleines de précipité et pseudo-cellules remplies de fins granules cuivreux. G = 56.

Larve de « Cecidomyia taraxaci ». — La répartition du corps

réducteur est indiquée nettement par la figure 3. On voit qu'il est répandu en très grande abondance sur toute la surface du tégument. Le précipité cuivreux, en effet, a comme métallisé tout le tégument chitineux. Les zones articulaires sont marquées comme précédemment par des lignes de plaques à précipité supra-musculaires. Ces plaques sont très nombreuses et de formes plus ou moins allongées. Sur tous les anneaux, on remarque un grand nombre de plaques semblables, les unes disposées sans symétrie apparente, les autres dessinant, par leur ensemble, des lignes longitudinales d'un bout à l'autre du corps .En outre, on remarque, sur toute la surface du tégument,

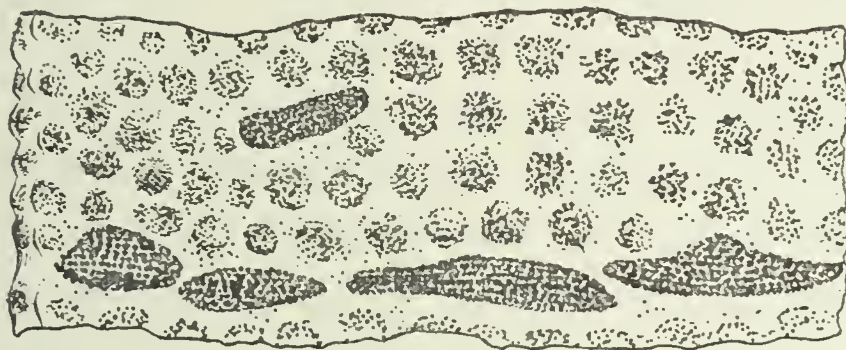


Fig. 4. — Fragment de tégument de la larve précédente. G = 400.

un fin précipité réparti en pseudo-cellules disposées en lignes plus ou moins ondulées.

La figure 4 représente à un grossissement plus fort un fragment du tégument. On remarque que le précipité des plaques supra-musculaires, lorsqu'il n'est pas trop compact, se montre assez bien disposé en stries parallèles. Nous aurons plus loin l'explication de ce fait. La même figure montre nettement la forme et la disposition des pseudo-cellules remplies de précipité cuivreux.

Larve de « Dryophanta scutellaris ». — C'est la larve du Cynips de la Noix de galle commune. Elle présente généralement treize anneaux, séparés, comme dans les exemples précédents, par des plaques à précipité supra-musculaires. Ces plaques sont irrégulières et polygonales sur la face dorsale; très allongées, parfois linéaires, sur la face ventrale. Le premier anneau, que l'on peut appeler la tête, présente sur le front un grand nombre de larges plaques polygonales, formant un tapis serré. Sur les anneaux, se trouvent, irrégulièrement distribuées,

de grandes plaques supra-musculaires. En outre, le corps réducteur, c'est-à-dire le précipité qui le représente, est répandu sur tout le tégument d'une manière diffuse et irrégulière, plus abondamment sur la face ventrale.

Chenille de « Carpocapsa pomonella ». — Articulations très riches en plaques supra-musculaires disposées en files simples sur la région dorsale médiane, mais compactes sur les côtés droit et gauche du dos. Ces plaques sont grandes, polygonales, et de formes très diverses. En outre, de très nombreuses plaques semblables sont répandues sur tous les anneaux. Le premier anneau après la tête présente un précipité granuleux très abondant, uniformément distribué. Tous les autres anneaux sont hérissés de fines épines chitineuses autour de chacune desquelles est un amas granuleux fort abondant d'oxyde cuivreux. De loin en loin, sont disposés, sur les anneaux, des poils sensitifs au milieu d'un îlot très riche en fin précipité. Sur tous les anneaux sont placées, sans symétrie apparente, de nombreuses petites plaques supra-musculaires. Dans le tégument des trois paires de vraies pattes se montre aussi un très riche précipité. Un fin précipité est répandu encore dans tout le tégument des fausses pattes, et aussi, en abondance, autour des orifices stigmatiques. Enfin un précipité général, diffus, est distribué sur toute la surface du corps. La larve entière est riche en corps réducteur et, par l'action de la liqueur de Fehling, on peut, en quelque sorte, métalliser tout le tégument.

Chenille de « Cnethocampa pithyocampa ». — C'est la Chenille processionnaire du Pin. Le corps réducteur est répandu sur toute la peau et même dans la chitine des trachées. Des replis en relief, polygonaux, offrent à la surface du tégument l'aspect de pseudo-cellules. Sur le dos, ces pseudo-cellules contiennent en abondance des granulations d'un pigment noir violacé. Après l'action du réactif cupro-potassique, ces granulations pigmentaires restent à peu près inaltérées, et à côté d'elles, dans les pseudo-cellules, on remarque les granules cuivreux.

Ver blanc. — C'est la larve bien connue du Hanneton (*Melolontha vulgaris*). D'abord, d'une manière générale, le tégument entier présente un fin précipité d'oxydule de cuivre. On remarque

ensuite les plaques supra-musculaires très riches en précipité. Les zones articulaires sont ici particulièrement riches en plaques brunes; cette larve est, comme chacun sait, recourbée en arc convexe dorsal; elle offre, par conséquent, une musculature spéciale dont la symétrie est bien mise en relief par le procédé de la liqueur de Fehling. Décrire la configuration de ces curieuses zones articulaires serait sortir du cadre que je me suis tracé. Disons simplement qu'elles sont formées, sur les faces latérales, d'un faisceau épais de plaques supra-musculaires disposées en un grand nombre d'assises s'épanouissant en un bouquet de branches recourbées. Ces branches à plusieurs assises de plaques cheminent dans les replis du tégument de cette larve incurvée. En outre, comme toujours, de nombreuses plaques sont éparses sur tous les anneaux. Les pattes à quatre articles sont recouvertes d'un abondant précipité. Les environs des stigmates n'offrent rien de particulier.

Insectes parfaits. — Je n'ai examiné jusqu'ici que des larves, mais les imagos présentent des phénomènes analogues. Comme leurs formes sont très variées, et que, de plus, le corps présente des parties très différenciées, on trouve, comme l'on peut s'y attendre, des localisations très diverses. Il serait inutile d'entrer ici dans le détail des localisations, c'est une étude qu'un zoologiste pourra entreprendre. Je dirai seulement que la présence du corps réducteur se décèle, chez tous les Insectes parfaits, par les méthodes indiquées ci-dessus. On retrouve le précipité en plaques supra-musculaires, en disposition diffuse générale ou irrégulièrement distribuée; le précipité en pseudo-cellules, etc. Chez les Insectes dont le squelette chitineux est très épais, le corps réducteur peut être rare ou nul dans les arceaux de grande épaisseur, mais on le retrouve généralement dans les zones d'articulations où il fournit souvent un précipité général d'oxydule de cuivre. Il n'est pas rare de trouver du précipité dans les yeux à facettes; chaque facette présente l'aspect d'une pseudo-cellule remplie d'oxyde cuivreux. Les granules sont disposés dans la partie superficielle des couches chitineuses qui passent au-dessus de l'œil et qui constituent la cornée.

J'ai examiné un grand nombre d'espèces; le nom de beaucoup

d'entre elles m'était inconnu, car je ne suis pas versé en entomologie.

Mais parmi les espèces ou genres que tout le monde connaît sans être entomologiste et que l'on peut communément capturer autour de soi, je citerai, pour fixer les idées, les suivants :

Parmi les Lépidoptères : *Papilio machaon*, *P. podalirius*, *Pieris brassicæ*, *Vanessa cardui.*

Parmi les Orthoptères : *Periplaneta orientalis*, *Forficula auricularia*, *Œdipoda cœrulescens* et *Œ. germanica*, des *Gomphocerus*, des *Tetrix*, *Gryllus campestris*, *Locusta viridissima*, *Decticus verrucivorus*, *Gryllotalpa vulgaris.*

Parmi les Névroptères : *Calopterix virgo*, des *Agrion*, des *Æschna*, *Libellula depressa.*

Parmi les Hyménoptères : *Apis mellifica*, des *Vespa*, diverses Fourmis, *Dryophanta scutellaris.*

Parmi les Hémiptères je citerai : des Cigales, quelques *Ligæus*, quelques espèces de Pucerons, le *Lecanium oleæ*, des *Diaspis* et autres Coccides que l'on trouve sur les feuilles de certains végétaux.

Enfin un grand nombre de Coléoptères et de Diptères dont la liste est complètement inutile.

Crustacés, Myriapodes, Arachnides.

Jusqu'à présent je n'ai parlé que des Insectes; ces animaux ont, en effet, attiré plus particulièrement mon attention parce que c'est d'abord chez eux que j'ai constaté la présence du corps réducteur. Mais cette présence peut être mise en évidence dans les autres grands groupes d'Arthropodes par les mêmes procédés qui nous ont servi pour les Insectes.

Pour les Crustacés, il suffit de traiter un de ces *Oniscus murarius* ou un de ces *Gammarus pulex* que l'on trouve partout. On constatera constamment la présence du corps réducteur, parfois répandu sur toute la surface de l'animal, mais toujours au moins dans les articulations.

Chez les Myriapodes, on trouvera facilement, par exemple, sous la mousse humide, un de ces vulgaires *Lithobius forfi-*

catus : la surface du tégument présente des épaississements réticulés lui donnant un aspect chagriné et délimitant des pseudo-cellules au sein desquelles s'effectue un riche précipité d'oxydule de cuivre; les granules du précipité impriment une plus grande netteté aux contours pseudo-cellulaires. Un précipité analogue en pseudo-cellules se produit dans les pattes et les antennes. Enfin on trouve un précipité général abondant dans les surfaces articulaires.

Pour les Arachnides, on a, à portée de sa main, un grand nombre d'espèces d'Araignées. Le tégument de ces animaux se montre particulièrement riche en corps réducteur et fournit, par la liqueur de Fehling, de très intéressantes préparations. Examinons, par exemple, le tégument du *Tegenaria domestica*. La sculpture superficielle de la peau des Araignées en général est bien connue : sur la surface de l'abdomen, des épaississements chitineux dessinent des stries linéaires onduleuses très fines environnant, sous forme de lignes concentriques, la base des poils. Sur le céphalothorax, les pattes et les filières, les épaississements sont réticulés. Après l'action du réactif cupro-potassique, le tégument est comme métallisé tant est abondant le précipité cuivreux. Dans les replis des articulations se montre un précipité général. Précipité intense sur le céphalothorax, les pattes et les chélicères. Précipité extrêmement abondant dans le tégument abdominal; on voit à sa surface des stries onduleuses alternativement claires et sombres; les lignes sombres correspondent à de fins sillons, les lignes claires, aux bords en relief de ces sillons. C'est généralement suivant les lignes sombres que se déposent les granules cuivreux, serrés les uns contre les autres, et accentuant encore ces lignes sombres. On trouve aussi un précipité assez abondant dans la gaine des poils sensitifs.

Au-dessus des plages d'insertions musculaires se trouvent, comme chez les Insectes, des plaques brunes formant des îlots plus ou moins grands de pseudo-cellules remplies d'un riche précipité. Mais ici, chaque plaque représente un faisceau musculaire, chaque îlot un muscle. Les muscles cutanés, chez les Araignées, prennent naissance, en effet, en plusieurs faisceaux

marqués par des points d'insertion bien séparés. Le procédé à la liqueur de Fehling met en lumière cette musculature, permet de compter les muscles et les faisceaux musculaires de chacun d'eux.

Le *Chelifer cancroides*, vulgairement nommé le Scorpion des livres, montre également un précipité abondant dans toutes les parties du corps. Sur le thorax et l'abdomen ce précipité se dispose en pseudo-cellules. Précipité général dans les zones articulaires; précipité dans les pattes, les palpes à pinces de la mâchoire, etc.

Parmi les Scorpions j'ai pu examiner des individus des genres *Buthus* et *Scorpio*. Partout l'on constate la présence abondante de ce corps réducteur. Sa localisation, comme toujours, est subordonnée à la sculpture du tégument qui, chez ces animaux, sur un même individu, offre une assez grande diversité.

*
* *

Les quelques exemples précédents suffisent pour mettre en relief la présence d'un corps réducteur répandu dans tous les téguments chitineux, et pour nous montrer comment il se localise d'une manière générale. L'examen microscopique en surface d'une cuticule permet de se rendre compte que cette substance se trouve au sein des strates chitineuses superficielles, généralement même très près de la périphérie du corps de l'animal. Mais cet examen ne peut nous montrer les relations existant entre ces localisations et les muscles cutanés et le tissu épithélial qui sécrète la cuticule chitineuse. Pour comprendre ces relations et pour saisir les points exacts où, dans ces couches chitineuses, se dépose le précipité cuivreux, il faut recourir à des coupes pratiquées à travers les téguments.

Les animaux, traités au préalable par la liqueur de Fehling, débarrassés ou non de leurs organes internes, c'est-à-dire réduits ou non à leurs téguments, se laissent sectionner avec facilité en coupes minces après inclusion dans la paraffine, sans que le précipité d'oxydule de cuivre ne soit en aucune façon altéré ou déplacé dans la succession des opérations nécessitées par l'inclusion.

J'étudierai ici des coupes faites dans la larve de *Calliphora vomitoria* et à travers le corps adulte d'une Araignée, le *Tegenaria domestica*.

Étudions d'abord le *Calliphora*, et examinons une première coupe transversale passant à travers plusieurs de ces plaques supra-musculaires qui contiennent un riche précipité cuivreux (fig. 5, *a*). La cuticule chitineuse présente deux régions : l'une

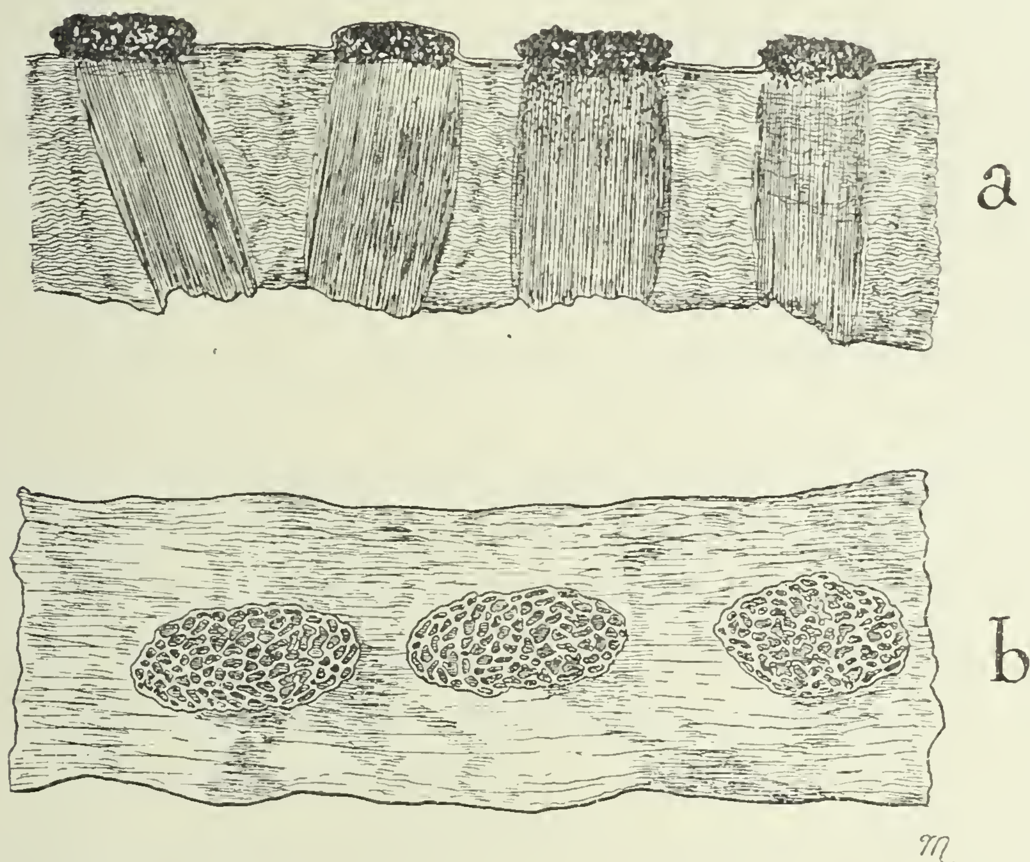


Fig. 5. — *a*, coupe transversale du tégument de la larve de *Calliphora vomitoria* après l'action de la liqueur de Fehling, pratiquée à travers une région de plaques à précipité supra-musculaires. — *b*, fragment de tégument, vu à plat, montrant les plages réticulées supra-musculaires. G = 400.

épaisse, formée d'un grand nombre de strates ondulées alternativement claires et sombres, l'autre très mince, formée d'une seule strate chitineuse brillante recouvrant toutes les autres et formant la partie superficielle de la cuticule. Les strates chitineuses sont d'autant plus serrées qu'elles sont plus périphériques. La strate superficielle brillante semble n'avoir aucune affinité pour les diverses matières colorantes, ou du moins se colore avec une faible intensité. Les couches de la seconde région se colorent d'une manière intense. Sous l'influence des acides chlorhydrique ou azotique, la cuticule gonfle considérablement et laisse apparaître avec clarté ses stries lamelleuses au-dessus desquelles la strate externe reste comme un fin liséré

brillant. On voit, à la surface de la cuticule, à la place des plaques supra-musculaires, des sortes de poches remplies d'un dense précipité cuivreux. Ces amas proéminent généralement, formant un relief assez accentué sur la surface du tégument, relief dont il est assez difficile de se rendre compte sur le tégument vu à plat. On voit passer, au-dessus de l'amas métallique, le fin liséré de la strate externe, mais souvent l'amas de cuivre semble être posé sur le tégument et avoir rompu, en se précipitant, la fine strate superficielle qui le recouvre. Au-dessous de l'amas cuivreux, on voit un faisceau de fines stries chitineuses traversant la cuticule, normalement ou obliquement, suivant la direction du muscle avec lequel il est en continuité. Sous l'amas principal de cuivre, un fin précipité oxyduleux irradie parfois jusqu'à une distance variable à travers le tégument.

Examinons maintenant, à plat, un fragment de tégument, isolé, dans une larve ayant séjourné pendant quelques jours dans le mélange chromo-acéto-osmique de Flemming. Le tégument est coloré en gris et permet de voir des détails intéressants dans ces régions d'insertions musculaires. Sur la face interne de la cuticule on voit avec netteté les surfaces de section des muscles marquées par des taches jaunâtres. En faisant peu à peu varier le point du microscope, on suit, au-dessus de chacune de ces taches, le faisceau de stries chitineuses que la figure 5, *a* nous a montré en coupe. En arrivant sur la face externe du tégument, ces faisceaux s'arrêtent à des plages bien délimitées que montre la figure 5, *b*. Ces plages, de formes diverses, offrent l'aspect d'un fin réseau de lignes brillantes irrégulières, délimitant des points grisâtres. C'est au-dessous de ces *plages réticulées* ressemblant à des cribles, que s'effectue le dépôt d'oxydule de cuivre. Ce dépôt lui-même, vu de face, et s'il n'est pas trop intense pour masquer sa disposition, montre l'orientation réticulée des granules cuivreux qui suivent, en effet, les lignes de sculpture de ces plages. Ainsi s'explique la disposition du précipité que l'on remarque dans les plaques supra-musculaires représentées par la figure 4.

Quelques auteurs ont décrit ces faisceaux de stries chiti-

neuses traversant la cuticule au-dessus des muscles. Récemment, Janet[1], en étudiant l'anatomie de la *Myrmica rubra*, a suivi la formation de ces stries dans la jeune cuticule depuis le début d'une mue. Mais aucun auteur n'a, à ma connaissance, signalé l'existence de ces plages réticulées, pas même Lowne[2], qui a étudié avec soin l'anatomie du *Calliphora erythrocephala*.

Il semble qu'il y ait, sous la plage réticulée, une cavité contenant le corps réducteur et dans laquelle se dépose le précipité granuleux de sous-oxyde de cuivre. Or, si l'on examine une coupe pratiquée dans une larve non traitée par le réactif cupro-potassique, mais fixée par le liquide de Flemming, et colorée, on remarque que le faisceau de fibres chitineuses va aboutir à la surface même de la cuticule sous la strate externe ne laissant de place à aucune poche ou cavité. C'est donc au sein du faisceau de fibres chitineuses, sous la plage réticulée, que s'effectue le dépôt granuleux. Nous tâcherons plus loin d'interpréter ce fait; pour le moment, on se rend compte, puisqu'il n'existe aucune cavité, que ces plages réticulées marquent les surfaces où viennent aboutir les fibres chitineuses post-musculaires et sont dessinées par les points de rencontre de ces stries avec la strate superficielle de la cuticule.

Nous avons vu plus haut que les larves de *Calliphora vomitoria* ne présentent du précipité diffus que sur l'écusson qui porte les stigmates postérieurs et principalement autour de ces stigmates. Considérons une coupe longitudinale du tégument, pratiquée à travers cette partie postérieure du corps, dans le voisinage des stigmates, dans des matériaux préalablement fixés au Flemming (fig. 6, I). Les coupes ont été colorées par l'action successive de l'hématoxyline et de l'éosine. La fine strate externe brillante de la cuticule semble rester incolore; au-dessous, la chitine est disposée en nombreuses strates onduleuses. Une première couche de strates, *a*, située sous la strate superficielle brillante, se colore à la fois par l'hématoxyline et l'éosine, mais la teinte de l'éosine domine et donne à cette couche une colora-

1. Janet, Anatomie du Gaster de la *Myrmica rubra*. Paris, 1902.
2. Thomson Lowne, The Anatomy, Physiology, Morphology and Development of the Blow-Fly (*Calliphora erythrocephala*). London, 1892.

tion rose. Le reste de la cuticule se colore en bleu violacé par l'hématoxyline avec un maximum d'intensité dans la région périphérique *b*. En *h* se trouve l'assise épithéliale qu'on a improprement nommée *hypoderme* et qui est formée de grandes cellules à gros noyaux. Ce sont ces cellules, comme on sait, qui sécrètent les strates chitineuses par colonnes juxtaposées, à plusieurs pans. On voit que chaque cellule produit plusieurs de ces colonnes en nombre indéterminé. On peut suivre, à travers les strates chitineuses, un grand nombre de fins canaux qui s'ouvrent aux sommets en pointe de ces colonnes aussi bien qu'entre deux colonnes contiguës. Ces canalicules se ramifient à l'infini et, vers la périphérie, s'épanouissent en un grand nombre de fins ramuscules, surtout dans la région *a* à laquelle ils donnent parfois un aspect spongieux. Ces dernières ramifications s'ouvrent en grand nombre à la surface externe de la cuticule, mais d'autres semblent venir se terminer en cul-de-sac sous la strate externe, à moins que ce ne soit une illusion produite par des sections non exactement axiles de ces canalicules. C'est dans la couche *a* ou dans la strate externe et dans ces canalicules que se déposent les granules de sous-oxyde de cuivre, ainsi que l'on peut s'en assurer sur des coupes pratiquées sur des matériaux traités au préalable par la liqueur de Fehling.

Des fragments de téguments, pris dans la même région et vus à plat, montrent un grand nombre de points blancs qui ne sont évidemment que les pores par lesquels débouchent ces canalicules. Dans la coupe, on voit le protoplasme des cellules épithéliales pénétrer assez avant entre les colonnes chitineuses, mais il ne s'étend pas dans les fins canalicules.

On voit donc que le corps réducteur est en relation directe avec les cellules épithéliales; il est sécrété par elles et s'insinue jusque sous les strates chitineuses superficielles à travers les fins canalicules qui traversent la cuticule.

Ces observations, relatives au précipité diffus, peuvent nous permettre de penser qu'il en est de même pour le précipité des plaques supra-musculaires, c'est-à-dire que le corps réducteur est en relation avec le protoplasme musculaire. Sur des maté-

riaux fixés au Flemming et colorés à l'éosine-hématoxyline, ces faisceaux de fibres chitineuses se colorent en rose à partir de la surface d'insertion du muscle, jusqu'à une distance assez voisine de la strate externe. Peut-être ces faisceaux de fibres, en continuité avec les muscles, sont-ils traversés par de fins canalicules dont les ouvertures seraient représentées par les ponctuations des plages réticulées. Des coupes tangentielles à travers la cuticule au niveau de ces faisceaux semblent démontrer ce fait. Je n'ai pu me rendre compte plus exactement de ce détail important; mais un fait en faveur de cette interprétation est la disposition étudiée plus haut des granulations cuivreuses dans les plaques supra-musculaires : nous avons vu, en effet, que lorsque ce précipité n'est pas trop compact, les granules dessinent un fin réseau corrélatif du réseau de la plage réticulée elle-même. Dans ces plages, les granulations seraient enclavées dans les pores de fins canalicules comme dans le cas du précipité diffus.

Examinons maintenant une coupe transversale à travers le tégument de *Tegenaria domestica*. Une telle coupe, dans un animal traité au préalable par la liqueur de Fehling, est particulièrement instructive (fig. 6, II). La cuticule se montre formée de nombreuses strates de chitine plus ou moins onduleuses. Une strate supérieure brillante, très finement plissée, recouvre les épaississements chitineux qui dessinent les stries ondulées qu'on voit si nettement sur le tégument vu de face. Au-dessous se trouve la couche moyenne qui, sous l'influence des divers colorants, se teinte d'une manière plus intense que le reste de la cuticule; enfin, au-dessous, se trouve la troisième couche, la plus épaisse de toutes. La seconde couche de la cuticule est parcourue par un grand nombre de fins canaux débouchant à l'extérieur, principalement dans les sillons de la surface. Ces canaux sont remplis d'un fin précipité de sous-oxyde de cuivre, et c'est ce précipité qui, dessinant en noir ces canalicules, les fait apparaître avec beaucoup plus de netteté. Certains de ces canaux noirs sont finement ramifiés. Il est difficile de suivre le trajet de ces canaux à travers la troisième couche de la cuticule, car dans cette région ils ne contiennent

pas d'oxyde cuivreux. Dans cette dernière couche, on voit cependant, soit en coupe réelle, soit en coupe optique, de nombreux canalicules partant de la surface interne de la cuticule et se ramifiant à travers les strates. Les nombreux canaux de la seconde couche, pleins de cuivre, proviennent évidemment des canaux qui s'ouvrent à la face interne. Il n'est pas rare de trouver, çà et là, du cuivre, non seulement dans ces canaux, mais encore entre les strates de la troisième couche tout entière, en dépôt vague.

Si l'on examine, à plat, une portion de tégument d'Araignée, traité à la potasse, on voit que la surface est criblée de pores. Ce sont les ouvertures de ces canaux que nous venons de voir en coupe; après traitement par la liqueur de Fehling, ces pores sont bouchés par les granules du précipité cuivreux. Cet exemple typique nous montre bien nettement la relation des tissus sous-jacents avec la localisation du corps réducteur. **Leydig** [1] a signalé l'existence de ces pores dans le tégument des Araignées; ils ont été étudiés avec soin par **Schimkewitsch** [2] dans l'Épeire. Mais, dans la *Tegenaria*, les pores et les canaux, ainsi que la course de ces canaux à travers la cuticule, n'ont pas la simplicité que semblent indiquer les figures données par ce dernier auteur pour l'Épeire, surtout la figure schématique de la page 8 de son mémoire.

*
* *

Voici maintenant quelques observations propres à nous éclairer déjà sur les relations qui existent entre la présence de ce corps réducteur et l'activité vitale, et sur le processus de formation de cette substance.

Si l'on traite par la liqueur de Fehling, de la façon indiquée plus haut, la cuticule, isolée par dissection, d'un animal mort ou d'un animal vivant, on n'obtient aucun précipité d'oxydule de cuivre dans les localisations où l'on a coutume de le voir.

1. Leydig, *Lehrbuch der Histologie*, 1857.
2. Schimkewitsch, Étude sur l'anatomie de l'Épeire. *Ann. des Sc. nat. zool.*, XVII, 1, 1884.

ou si le précipité se produit, c'est d'une manière très irrégulière, çà et là, et en quantité très faible. La réaction ne s'accomplit avec toute son ampleur que sur l'animal entier, mort ou vivant. Ceci semble indiquer, aussi bien et même mieux que l'examen des coupes, qu'il y a une relation entre la substance

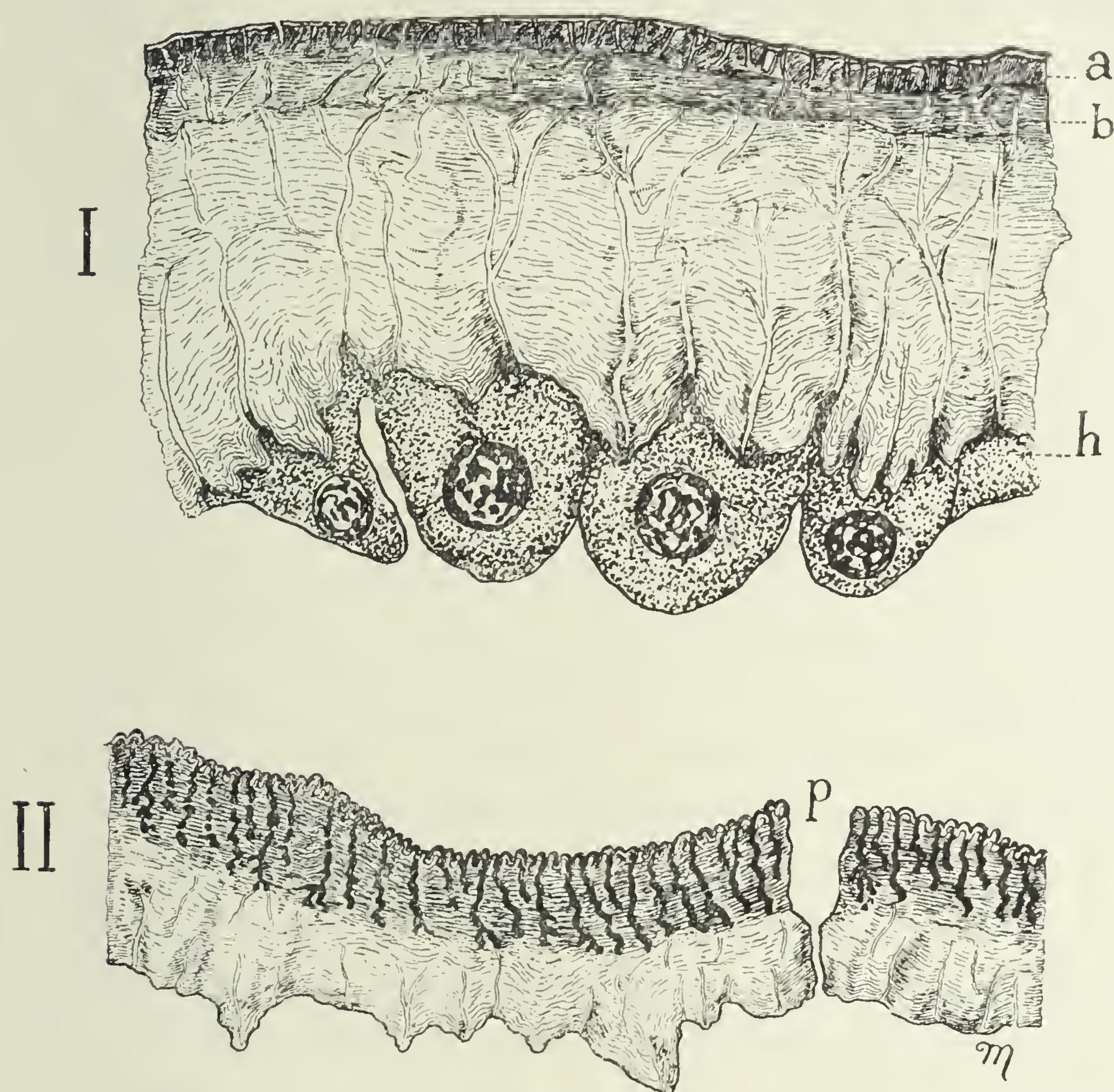


Fig. 6. — I. Coupe longitudinale du tégument de la larve de *Calliphora vomitoria* dans le voisinage des stigmates postérieurs. *a*, couche moyenne, sous la strate chitineuse externe, colorée à l'éosine; *b*, couche inférieure colorée par l'hématoxyline avec maximum d'intensité vers la périphérie ; *h*, hypoderme. — II. Coupe transversale du tégument abdominal de *Tegenaria domestica* après l'action de la liqueur de Fehling. La couche moyenne est traversée par des canalicules remplis de précipité de sous-oxyde de cuivre. P, gaine d'un poil sensitif. G = 400.

réductrice localisée dans les strates superficielles de la chitine, et les tissus sous-jacents : muscles, nerfs, cellules épithéliales hypodermiques. Cette substance est donc produite par l'activité cellulaire plutôt qu'elle ne fait partie intégrante de la cuticule chitineuse. Elle doit probablement s'écouler par les canalicules, quand on sépare la cuticule de la couche épithéliale.

Si l'on traite par le réactif cupro-potassique la masse des

organes internes après avoir isolé le tégument, cette masse se colore en violet; c'est une réaction bien connue des substances protoplasmiques. Dans le cas particulier de la larve de *Calliphora*, il ne se produit même aucun précipité dans cette partie interne. Si l'on traite au contraire l'animal entier, même pendant un temps assez long, la masse des organes internes ne se colore aucunement en violet. L'action du sulfate de cuivre contenu dans le réactif se produit donc immédiatement, de dehors en dedans, par pénétration du réactif à travers les pores de la cuticule, pour effectuer son action sur le corps réducteur. Les organes internes, ramollis et dissous en partie, semblent n'avoir subi que l'action des alcalis du réactif.

Des animaux tués par la chaleur sèche, l'eau bouillante, le chloroforme, ou par tout autre procédé, se montrent, même après un temps assez long, aussi riches en corps réducteur que lorsque la réaction est opérée sur le vif. Des larves de *Calliphora* noyées et abandonnées dans l'eau montrent, après plus de deux mois, la réaction de Fehling; cependant l'effet s'atténue peu à peu et finit par s'annuler par suite de l'envahissement des larves par les microphytes. Mais, si les animaux sont placés à l'abri de cet envahissement, on y constate, même après plusieurs mois, la même richesse en corps réducteur qu'à l'état vivant. Ainsi, des larves de *Cecidomya taraxaci*, prélevées sur des échantillons de *Taraxacum* conservés en herbier après plus de dix mois de dessiccation, montrent, après l'action de la liqueur de Fehling, les localisations indiquées par les figures 3 et 4 avec la même ampleur. Il est donc probable que le corps réducteur doit se conserver intact dans le tégument chitineux tant que les animaux demeurent inaltérés.

Des larves de *Calliphora*, vivantes et bien nourries, se montrent riches en corps réducteur dans les localisations décrites plus haut. Après un jeûne de huit ou dix jours, on retrouve encore ce corps mais en moins grande quantité. Des Insectes parfaits, Mouches ou Guèpes, que l'on peut encore capturer pendant l'hiver, se montrent pauvres en corps réducteur et parfois en sont dépourvus. Ces faits semblent indiquer

que la formation de cette substance est en corrélation avec l'activité vitale.

Quelques mots maintenant sur ce qui se passe pendant la transformation de la larve en imago.

Les téguments abandonnés par les larves pendant leurs mues ne contiennent plus de corps réducteur. J'ai fait, à maintes reprises, cette observation sur les téguments exuviaux du Ver à soie, de la Chenille processionnaire du Pin et du *Calliphora*.

Les Nymphes complètement formées des Lépidoptères ne donnent pas de réaction avec la liqueur de Fehling.

Suivons l'évolution de la larve de *Calliphora* : au moment où cette larve se ramasse sur elle-même, resserre ses anneaux et plisse sa peau pour passer à l'état de pupe, on trouve encore du corps réducteur. Au moment où la pupe va être formée, mais où la larve remue encore, la quantité de cette substance se met à diminuer. Lorsque l'immobilité commence, mais que la coloration de la peau est encore nulle ou faible, on ne trouve plus qu'un peu de corps réducteur. Enfin, quand vient l'immobilité complète et que la pupe est colorée en brun, la liqueur de Fehling ne donne plus aucune réaction. Le jeune imago extrait de la pupe peu de temps avant sa sortie normale, présente un fin précipité cuivreux répandu à peu près sur tout le corps; les yeux en contiennent aussi, et le contour des facettes est même nettement dessiné par des traits formés par des granules de sous-oxyde.

Faisons enfin cette remarque importante que ce corps réducteur tégumentaire existe chez tous les Arthropodes larvaires ou adultes, quel que soit leur régime, carnassier, herbivore, mellivore, etc.; quel que soit leur mode de vie, aérien, souterrain, aquatique, libre ou parasite.

Remarques préliminaires, historiques et critiques sur la nature du « Corps réducteur ».

Nous avons vu que cette substance réductrice contenue dans les téguments est produite par l'activité cellulaire plutôt qu'elle ne fait partie intégrante de la cuticule chitineuse. On ne l'y

retrouve généralement plus dans le tégument isolé et, en outre, elle est soumise lors des mues et de la nymphose à une certaine fluctuation et même à la disparition totale. Donc, quoique contenu dans les strates superficielles de la cuticule, ce corps réducteur n'a pas dû être englobé dans les analyses, faites jusqu'à présent, de la substance chitineuse.

Depuis **Odier**, qui créa le mot de chitine, de nombreux auteurs ont étudié les téguments au point de vue chimique (**Schmidt**, **Berthelot**, **Stædeler**, **Sundwick**, etc.). Ces analyses ont porté généralement sur des carapaces de Crustacés, faciles à isoler, et elles avaient surtout pour but l'étude de la chitine proprement dite. A part la chitine, les recherches sur la composition totale des téguments durs des Arthropodes ont intéressé surtout les pigments.

Mais il est bon de rappeler que, déjà en 1823, **Odier** [1] avait trouvé dans les téguments, outre la chitine, principalement de l'albumine, une huile soluble dans l'alcool, et une *matière extractive soluble dans l'eau.* On peut se demander si cette matière ne serait pas celle qui dessine sur les téguments, sous l'influence de la liqueur cupro-potassique, les localisations que nous venons d'étudier. Il est peu probable qu'il en soit ainsi. En effet, **Odier** a fait porter son analyse sur des élytres de Coléoptères dans le but d'y trouver la chitine dans le plus grand état de pureté; or, je n'ai jamais obtenu de réduction cuprique dans ces organes. Si cette réduction s'accomplit cependant, ce ne peut être que d'une manière très faible.

Il ne semble donc pas qu'aucun auteur ait signalé ce corps réducteur existant au sein des strates chitineuses dans les localisations absolument fixes que j'ai indiquées plus haut.

Et maintenant quelle est la nature de ce corps réducteur? L'analyse microchimique, ainsi que je l'ai déjà dit, me paraît impuissante à résoudre cette question avec une rigoureuse exactitude. Seule, l'analyse chimique sur le corps extrait peut mener à un résultat certain.

Mais avant de tenter cette recherche, quelques réflexions

1. A. Odier, Sur la composition chimique des parties cornées des Insectes. *Mémoires de la Soc. d'Hist. nat. de Paris*, t. I, partie I, p. 29, 1823.

viennent naturellement à l'esprit, susceptibles jusqu'à un certain point d'éclairer l'investigation.

Cette présence d'un corps réducteur localisé dans les téguments chitineux des Arthropodes, se faisant remarquer par sa constance et par sa généralité, apparaît évidemment comme liée à une fonction ordinaire de la peau chez ces animaux.

Cela fait tout de suite penser à l'acide urique qui, on le sait, est lié en certains cas aux fonctions de la peau. Cette première supposition est d'autant plus rationnelle que l'on sait que l'acide urique a été déjà constaté dans les téguments de quelques Insectes et que c'est un corps réducteur.

Il est donc naturel de supputer l'existence de l'acide urique (ou d'urates) dans les téguments, ou bien celle d'un de ces corps plus ou moins voisins, qui sont comme lui des produits de la désassimilation de l'azote.

La localisation de ces corps a fait l'objet de très nombreux travaux depuis l'année 1783, où **Chaussier** signala chez le Ver à soie l'excrétion d'une matière acide, dont **Brugnatelli** en 1815 détermina la vraie nature, c'est-à-dire l'acide urique (**Chevreul**, **Milne-Edwards**, **Audouin**, **Davy**, **Plateau**, **Krukenberg**, **Leydig**, **Sirodot**, **Marchal**[1], etc.).

Il découle de tous ces travaux que chez les Insectes la sécrétion et l'élimination de l'acide urique sont dévolues aux organes les plus divers. Cependant l'existence d'urates et d'acide urique dans la peau n'a été constatée que chez les Chenilles des Lépidoptères et chez quelques Orthoptères adultes ou larvaires.

J'ai constaté moi-même, après plusieurs auteurs, la grande quantité d'acide urique contenu dans les téguments du Ver à soie, surtout après les mues, ou sous l'influence de l'attaque du Ver par le champignon de la Muscardine. Ces téguments, isolés, donnent avec la plus grande facilité et avec beaucoup de netteté la réaction caractéristique de la *murexide*. Si l'on s'en tenait aux Vers à soie on pourrait donc attribuer à l'acide urique la belle réaction obtenue par la liqueur de Fehling. Mais, outre

1. P. Marchal, Contribution à l'étude de la désassimilation de l'azote. L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. *Lille, Imprimerie de la Soc. Zool. de Fr., Le Bigot frères, Thèse de médecine*, Paris, 1889.
On trouvera dans ce travail la bibliographie du sujet.

que l'acide urique n'a pas été signalé dans la peau des Insectes, en dehors de quelques Orthoptères et Lépidoptères, je n'en ai pas trouvé moi-même dans les téguments d'un très grand nombre d'Insectes des autres groupes que j'ai examinés.

Malgré maints essais réalisés de façons très diverses, je n'ai pu obtenir la réaction de la murexide sur les larves de *Calliphora*, soit en les traitant entières, soit en traitant les téguments isolément. Du reste, on n'a trouvé de l'acide urique chez le *Calliphora* que dans le tissu adipeux de la pupe (**Marchal**). Il ne semble donc pas que, dans les larves de *Calliphora*, les belles localisations produites par la liqueur de Fehling et étudiées plus haut soient dues à l'acide urique.

Tous les auteurs s'accordent à dire que, de tous les Insectes, les Hémiptères seuls sont complètement privés d'acide urique. Je n'ai pu en trouver moi-même, en effet, chez les Cigales et chez les *Ligæus*. Ces animaux se montrent cependant, sous l'action de la liqueur cupro-potassique, très riches en corps réducteur tégumentaire. Ce corps réducteur, chez les Hémiptères, ne paraît donc pas être de l'acide urique.

Je pourrais faire des remarques analogues au sujet des Myriapodes.

Quant aux Arachnides, dont les téguments, nous l'avons vu, se montrent si riches en corps réducteur, les auteurs s'accordent à dire que, sauf de très rares exceptions, ils ne produisent jamais d'acide urique. Ces animaux excrètent de la guanine et ce corps n'a jamais été signalé dans la peau (**Davy**, **Plateau**, etc.). Du reste, la guanine ne réduit pas la liqueur de Fehling, ou du moins se borne à une décoloration très imparfaite de ce réactif, sans précipitation d'oxydule de cuivre[1].

Enfin, les Crustacés, dont les téguments présentent aussi les phénomènes réducteurs, ne sécrètent ni acide urique ni guanine, mais des produits alcaloïdiques acides intermédiaires entre les substances pyridiques et xanthiques (**Krukenberg**, **Marchal**, **A. Gautier**, *Chimie biologique*, p. 617).

1. Pour se rendre compte de ce fait il faut employer la guanine pure obtenue au moyen de son chlorhydrate ou de son nitrate. La guanine du commerce réduit généralement la liqueur de Fehling, parce qu'elle est impure et qu'elle contient une quantité notable d'acide urique.

Si donc l'acide urique contenu dans la peau de quelques rares Arthropodes peut aider, dans ces cas-là, aux réactions produites par la liqueur de Fehling, on ne saurait attribuer à cette substance la généralité du phénomène. De plus, ce phénomène par sa généralité même, par l'identité de ses localisations, ne saurait être attribué à plusieurs substances différentes, mais à un corps unique.

J'espère résoudre la question de la nature de ce corps réducteur dans un prochain mémoire.

J'ai eu surtout pour but, dans la présente étude, ainsi que je le dis en commençant, d'attirer l'attention des physiologistes sur le fait qui me semble important de la présence normale d'un corps réducteur dans la cuticule chitineuse des Arthropodes.

La présence de ce corps, bientôt déterminé j'espère, soulève un intéressant problème de biologie que les Zoologistes devront résoudre.

Pour nous, Botanistes, nous aurons à étudier le rôle de cette substance dans la végétation de ces nombreux Champignons, surtout les Champignons parasites superficiels, qui envahissent les Arthropodes et principalement les Insectes.

SUR UNE NOUVELLE FONCTION

DU TÉGUMENT DES ARTHROPODES

CONSIDÉRÉ COMME ORGANE PRODUCTEUR DE SUCRE

Par Marcel **MIRANDE**.

Dans le mémoire précédent, dont la rédaction était terminée il y a plus de quatre mois, je signale la présence d'un corps réducteur dans les téguments chitineux des Arthropodes. Ce corps réducteur est facilement mis en lumière microchimiquement, au moyen de la liqueur cupro-potassique de Fehling, en traitant les animaux par la méthode que j'ai indiquée. On obtient de la sorte un précipité de sous-oxyde de cuivre qui dessine, sur la surface de la peau, des figures toujours les mêmes pour un animal considéré, indiquant ainsi des localisations précises de la substance réductrice.

Cette présence d'un corps réducteur localisé dans les téguments chitineux des Arthropodes se fait remarquer par sa constance et sa généralité. Ce corps apparaît donc comme lié à une fonction importante et ordinaire de la peau chez ces animaux. De plus, ce phénomène de réduction, par sa généralité même, par l'analogie générale de ses localisations, ne saurait être attribué à plusieurs substances différentes, variables suivant les groupes ou les genres, mais à un corps unique.

Quelle est la nature de ce corps réducteur? Pour arriver à cette détermination, que les seuls moyens microchimiques me paraissent impuissants à réaliser d'une manière rigoureuse, il importe d'avoir des matériaux commodes et en quantité assez considérable pour pouvoir extraire le corps sous un état permettant de le soumettre à l'analyse chimique ordinaire.

Je me suis adressé à la larve de *Calliphora vomitoria* que l'on peut se procurer facilement en abondance et pendant une grande partie de l'année. Dans le mémoire précédent j'ai décrit les localisations du corps réducteur dans le tégument de cette larve.

Cette substance étant contenue dans les téguments chitineux, il semble que l'on doive arriver à un résultat rapide et certain en étudiant les téguments isolés. Mais une impossibilité se présente immédiatement : ainsi que je l'ai dit dans le mémoire précité, les téguments chitineux isolés, par dissection, sur un animal vivant ou mort, ne contiennent plus le corps réducteur. Comme nous le verrons plus loin, on peut arriver à faire cristalliser ce corps dans les strates chitineuses où il se trouve inclus de manière à l'y fixer. Mais tous les procédés qui permettent d'arriver à ce résultat agissent par déshydratation et par suite durcissent et ratatinent à tel point l'animal qu'il devient très difficile et souvent impossible d'isoler le tégument.

Pour extraire le corps réducteur du sein des strates chitineuses où il est contenu, voici, après quelques essais divers, le procédé le plus simple et qui m'a donné les meilleurs résultats :

Les larves de *Calliphora* tuées à l'eau bouillante, lavées à grande eau, égouttées, séchées jusqu'à évaporation de l'eau de lavage, triées pour séparer les pupes déjà formées ou prêtes à se former et les individus en mauvais état, sont placées dans un flacon à large goulot qu'on remplit ensuite d'éther ordinaire et que l'on bouche. Au bout de quelques jours (trois ou quatre suffisent parfois), on décante le liquide qui, rapidement, se sépare en deux couches de densités différentes : la couche supérieure contient tout l'éther tenant en dissolution des matières grasses ; la couche inférieure est formée d'un liquide d'aspect huileux et de couleur jaunâtre, riche en matières albuminoïdes.

Ce dernier liquide est isolé, on l'abandonne à l'air pendant une heure ou deux dans un récipient ouvert, ou bien on place ce récipient dans une étuve légèrement chauffée jusqu'à ce que le liquide soit complètement débarrassé des dernières traces d'éther qui l'imprègnent.

Ce liquide réduit fortement la liqueur de Fehling et l'on peut

facilement se convaincre qu'il renferme le corps réducteur contenu auparavant dans les téguments chitineux.

En effet : les larves ayant ainsi macéré dans l'éther, traitées, après évaporation de l'éther qui les imprègne encore, par la liqueur de Fehling d'après la méthode que j'ai décrite, ne montrent plus, dans les localisations habituelles, aucune trace de précipité cuivreux. Le corps réducteur, déplacé par l'éther des téguments où il était contenu, se trouve tout entier dans le liquide.

En outre, il n'est pas à craindre qu'un corps réducteur autre que celui du tégument, de nature différente ou de même nature, et contenu dans le corps de l'animal, soit passé également dans le liquide : si l'on traite par le réactif cupro-potassique n'importe quelle région interne de l'animal prise isolément, ou bien une décoction chaude ou une macération plus ou moins longue de la masse viscérale entière et des liquides organiques de la larve, on n'obtient aucune réduction métallique.

Le corps de l'animal ne contient donc de substance directement réductrice que dans le tégument et cette substance se trouve contenue entièrement dans le liquide d'aspect huileux déplacé par l'éther.

Par conséquent c'est ce liquide qu'il nous faut soumettre à l'analyse. Traité par le sous-acétate de plomb, il fournit un abondant précipité. Après repos on filtre le liquide qui surnage. Le filtrat est traité à son tour par du carbonate de sodium qui le débarrasse du plomb en excès et fournit, après repos, une liqueur claire.

Ce second liquide réduit fortement et facilement la liqueur de Fehling.

Le premier précipité précédent, imprégné du liquide réducteur au sein duquel il s'est formé, isolé et lavé plusieurs fois de suite à l'eau distillée, fournit des eaux de lavage qui, naturellement, réduisent aussi la liqueur de Fehling. Mais le pouvoir réducteur de ces eaux s'atténue de plus en plus et devient enfin presque nul. Le précipité, ainsi bien lavé, réduit encore la liqueur de Fehling, mais faiblement et après une longue ébullition. On peut admettre que cette réduction est due à la difficulté

d'un parfait lavage du précipité, ou bien à des transformations par l'ébullition et surtout par l'ébullition dans un réactif alcalin, des substances albuminoïdes qui forment la plus grande masse du précipité. On sait en effet que les alcalis modifient les substances albuminoïdes ainsi qu'une longue ébullition. Quoi qu'il en soit, il est impossible d'admettre que la faible réduction obtenue avec ce précipité soit due à la matière réductrice des téguments. Le liquide huileux primitif a été obtenu par le traitement d'un nombre considérable de larves; pour une si grande quantité d'animaux, le corps réducteur cherché est évidemment celui qui est contenu dans le liquide clair obtenu après l'action du sous-acétate de plomb et du carbonate de sodium et qui est doué d'un pouvoir réducteur en relation, par sa puissance, avec la richesse des localisations microchimiques de ce corps.

C'est donc ce liquide qui contient, en définitive, le corps réducteur cherché.

Analyse du liquide. — Voici les principales réactions chimiques obtenues avec cette liqueur.

Elle réduit fortement, ainsi que je l'ai déjà dit, la liqueur de Fehling.

Elle réduit aussi les solutions alcalines d'iodure de mercure et de chlorure d'or.

Avec une dissolution ammoniacale de nitrate d'argent en présence de soude, on obtient immédiatement, à l'ébullition, la formation d'un miroir d'argent.

Le sous-nitrate de bismuth en solution alcaline (lessive de soude) donne, en chauffant, une coloration jaune, puis brune et enfin noire.

Ces premières réactions, quoique n'étant pas exclusivement caractéristiques des sucres, donnent cependant de fortes présomptions susceptibles de diriger la marche de l'analyse.

En chauffant le liquide avec de la lessive de soude on obtient une coloration jaune identique à celle que donne une dissolution moyenne comparative de glucose. Cette réaction, en effet, est un caractère du glucose.

Avec l'acide picrique en solution alcaline, coloration rouge

foncé après ébullition. C'est la réduction de l'acide picrique à l'état d'acide picramique caractérisant les sucres réducteurs.

La réaction de Molisch avec le naphtol α ou le thymol et l'acide sulfurique, fournit avec ce liquide la coloration violette ou la coloration rouge qui caractérisent le glucose et tous les corps susceptibles d'en fournir par hydratation.

L'orcine, additionné d'acide chlorhydrique, fournit, à chaud, une couleur rouge caractéristique des sucres (hexoses).

Le bleu de méthylène en solution alcaline, mélangé au liquide, se décolore très rapidement à chaud (caractère des glucoses).

Enfin, la réaction obtenue avec la phénylhydrazine vient apporter à l'analyse son caractère de haute précision. Aussi bien cette réaction à elle seule est-elle suffisante et pourrait-elle dispenser de toutes les autres. En effet : avec l'acétate de phénylhydrazine (quelques centimètres du liquide auxquels on ajoute quelques gouttes de phénylhydrazine et d'acide acétique), au bain-marie, l'on obtient, au bout de quelques minutes, de beaux cristaux jaunes, en aiguilles diversement groupées : en pinceaux, en aigrettes, en sphérocristaux, etc., visibles à la loupe et parfois à l'œil nu. Ce sont les cristaux caractéristiques de *phénylglucosazone.*

Je n'ai pas cherché le point de fusion de ces cristaux qui aurait caractérisé la nature de la glucosazone. Mais le liquide, après une légère concentration, examiné au polarimètre, accuse une déviation à droite.

Nous conclurons donc que le corps réducteur cherché est du *glucose* et plus exactement du *dextrose.*

*
* *

J'ai dit plus haut les raisons qui m'ont déterminé à choisir les larves de *Calliphora.* Mais des essais faits sur divers Insectes, larvaires ou adultes (Vers blancs, *Ligæus*, etc.), m'ont donné des résultats analogues.

Avec les larves de *Calliphora* aucun autre corps réducteur ne vient ajouter, du moins d'une manière sensible, son effet à celui

du glucose. Parfois l'on trouve, dans le liquide extrait sous l'action de l'éther, des traces d'acide urique; elles proviennent vraisemblablement de quelques jeunes pupes égarées dans la masse des larves. Lorsque la larve se transforme en pupe, il se forme de l'acide urique dans son tissu adipeux.

Le Ver à soie, qu'on peut avoir, en sa saison, en grande abondance, semble être, au premier abord, un excellent sujet pour la recherche du corps réducteur, d'autant plus que ses téguments fournissent de belles localisations très riches en cette substance. Il n'en est pas ainsi cependant. Cette larve, comme la plupart de celles des Lépidoptères, contient dans ses téguments une grande quantité d'urates et d'acide urique qui passent en grande partie dans le liquide extrait par macération dans l'éther et qui se retrouvent dans le liquide clair et dans le précipité plombique. Le pouvoir réducteur de l'acide urique et de ses sels peut, au premier abord, induire en erreur.

L'on peut arriver à faire cristalliser le glucose dans les téguments de manière à fixer ce corps dans les strates chitineuses et à soumettre à l'analyse des téguments isolés. Mais j'ai dit plus haut pourquoi ce moyen est fort incommode pour ne pas dire impraticable. Il se prête simplement à quelques observations microchimiques qui n'ont quelque valeur qualitative qu'à la condition de venir après l'analyse ordinaire.

Pour arriver à la cristallisation intratégumentaire, on place des larves de *Calliphora* dans de la glycérine anhydre en flacon plein et bien bouché. Au bout d'un mois environ, un grand nombre d'individus montrent, dans leur tégument isolé et observé au microscope, des cristallisations de formes diverses, généralement des amas réfringents sans formes déterminées. Il y a probablement des cristaux de diverses natures. Voici un des essais microchimiques que l'on peut faire. On place une cuticule isolée, ou des fragments de cuticule, sur un porte-objet et sous une lamelle dans du thymol en solution alcoolique. Sous la lamelle on introduit, d'une façon ménagée, un peu d'acide sulfurique qui se mêle lentement à la masse. Au bout de quelques minutes, lorsque le réactif a réussi à pénétrer à travers les strates chitineuses, on voit la cuticule s'éclaircir par

suite de la dissolution lente de la plupart des amas cristallins. En même temps l'on voit une coloration rose, puis rouge, se produire autour de ces amas. Cette coloration se diffuse ensuite dans tout le tégument qui baigne en définitive dans un liquide rose. C'est la réaction de Molisch qui s'effectue ainsi et qui caractérise le glucose.

Il n'est pas à craindre que la réaction soit accélérée par la transformation en glucose de la chitine sous l'influence de l'acide sulfurique. Cette transformation, en effet, demanderait de la chaleur et un temps assez long. En outre, après lavage à l'eau, on retrouve la cuticule encore bien résistante et solide, on peut même dire inaltérée.

Cette réaction peut parfois ne pas réussir. Son succès dépend surtout de la quantité des réactifs qu'on ne peut utiliser que par tâtonnements et de l'état plus ou moins parfait des cristallisations intrategumentaires.

*
* *

En résumé, il ressort de cette étude, faite principalement sur les larves de *Calliphora*, la conclusion suivante que l'on peut généraliser, je crois, d'après les raisons que j'ai invoquées plus haut et dans mon premier mémoire :

Le corps réducteur contenu dans les téguments chitineux des Arthropodes, et qui donne, sous l'action de la liqueur de Fehling, les localisations que j'ai décrites, est du glucose.

Le tégument des Arthropodes considéré comme organe producteur de sucre est donc doué d'une fonction importante dont il reste à déterminer la cause et le but.

DES VAISSEAUX SANGUINS ET LYMPHATIQUES
DU POUMON DE LA GRENOUILLE

Par **E. SUCHARD**.

Planches IX, X, XI et XII.

Les descriptions généralement admises des vaisseaux du poumon de la Grenouille sont celles de **Küttner** (1) pour les vaisseaux sanguins, de **Th. Hoffmann** (2) pour les vaisseaux lymphatiques. Ce sont les conclusions des travaux de ces deux auteurs qui sont adoptées par **E. Gaupp** (3). Nos recherches sur cet objet ont, sur certains points de la question, abouti aux mêmes résultats que celles des anatomistes qui nous ont précédé; mais elles nous ont permis, à ce qu'il nous semble, du moins, de constater l'existence de quelques faits nouveaux, en ce qui a trait aux lymphatiques, notamment.

I. — Vaisseaux sanguins.

Dans *Rana esculenta*, comme dans *Rana temporaria*, l'artère pulmonaire aborde le poumon au niveau de l'extrémité céphalique de sa face externe. La veine pulmonaire, très volumineuse, occupe la face interne de l'organe; les deux veines pulmonaires se réunissent sur la ligne médiane pour former un tronc unique. Il s'ensuit que l'extrémité céphalique du poumon est comprise entre l'artère qui est en dehors et la veine qui occupe la face interne de l'organe. Dans *Rana esculenta*, l'artère pulmonaire, avant d'arriver au contact du poumon, se divise, ainsi que l'a montré **Küttner**, en deux branches, l'une dorsale, l'autre ventrale. La branche dorsale se dirige vers la pointe de l'organe;

la branche ventrale forme deux rameaux, l'un interne, l'autre externe.

Dans *Rana temporaria*, comme l'indique **Th. Hoffmann**, l'artère pulmonaire ne se divise en branches secondaires qu'après avoir abordé le poumon. Ces différences, très notables, n'ont d'importance réelle que si l'on se place au point de vue de l'anatomie descriptive, car dans les deux variétés de Grenouilles, les artères et les artérioles affectent avec les autres parties constituantes de l'organe les mêmes rapports essentiels. Les artères cheminent toujours à la surface externe du poumon et suivent les bords adhérents des cloisons, c'est-à-dire le bord de la cloison qui s'insère au sac pulmonaire; les artérioles émises par les artères se divisent en capillaires dans le fond des alvéoles et sur les deux faces des cloisons. Dans *R. esculenta* comme dans *R. temporaria*, les veinules naissent dans les cloisons et se jettent dans des veines plus volumineuses qui occupent le bord libre des cloisons et forment par leurs anastomoses un réseau continu, un vaste plexus comparable, dans une certaine mesure, aux sinus de la dure-mère. La veine pulmonaire principale reçoit le sang de ce plexus.

Tels sont, en résumé, les faits indiqués par **Küttner**, et contrôlés plus tard et vérifiés par les recherches de **Th. Hoffmann**. Les observations de ces deux anatomistes ont été faites à l'aide de préparations à plat de poumons dont les vaisseaux sanguins étaient remplis d'une masse d'injection ou de sang (examen à l'état vivant). On conçoit aisément que l'emploi de procédés différents puisse mettre en lumière des faits nouveaux. En effet, l'examen des cloisons relativement si étendues du poumon de *R. esculenta*, est très difficile dans une préparation à plat de l'organe ou sur un poumon insufflé, et l'on s'explique sans peine que les auteurs que nous venons de citer ne donnent que peu de détails sur la naissance des veines et sur les rapports des veines avec les formations bronchiques.

Nous avons essayé de montrer que, dans des poumons plus simples, la bronche (1) accompagne la veine et nous avons attribué plus d'importance, dans la morphologie de la bronche, à la veine qu'aux travées musculaires, contrairement à la manière

de voir de **H. Königstein** (5 et 6), qui considère ces réseaux comme déterminant la bronche. Nous avons donc cherché dans le poumon de la Grenouille la solution de ces problèmes par des procédés différents, soit en étudiant des coupes, soit en examinant des cloisons à plat après les avoir détachées. Pour ce qui est des injections des vaisseaux sanguins, nous avons eu recours aux méthodes d'injections indiquées par M. **Ranvier** (7, p. 109 et p. 446).

La hauteur des cloisons, le nombre des alvéoles qu'elles limitent sont indiqués dans le travail de **Küttner**; les travées musculaires qui renforcent le bord libre de ces cloisons, les cellules épithéliales caliciformes et à cils vibratiles qui revêtent ces bords libres sont parfaitement décrites par **F. E. Schultze** (10). Mais on peut cependant, par une analyse histologique plus approfondie, arriver à une connaissance plus complète de la morphologie et de la physiologie de ces parties constituantes du poumon des Amphibiens.

Les cloisons sont plus ou moins épaisses suivant qu'elles limitent un alvéole plus ou moins grand; mais il est un fait commun à toutes, c'est la présence dans leurs parois de deux réseaux capillaires adossés.

Les cloisons moyennes sont limitées par une veinule.

Les grosses cloisons par une veine volumineuse.

Les artères occupent toujours le bord adhérent des cloisons.

Le premier point un peu obscur des descriptions des auteurs est la manière dont se forment les veinules dans les cloisons.

L'examen de préparations à plat de cloisons détachées des poumons après injection du système vasculaire de l'animal de bleu à la gélatine, montre que ces veinules se forment suivant un mode bien connu : la veinule, à son origine, a déjà le calibre qu'elle présentera dans une certaine longueur de son trajet; elle reçoit des capillaires à son extrémité et par ses parties latérales, mais on la distingue toujours des capillaires moins volumineux que la veinule. Tantôt la veinule se jette dans une des veines du bord des cloisons; tantôt elle se réunit à une autre veinule avant d'aborder un plus gros vaisseau. Cette observation ne mériterait pas d'attirer l'attention si elle était isolée; mais, comme elle

a été faite dans un certain nombre d'autres organes, il semble qu'il s'agit là d'une disposition très générale signalée il y a plusieurs années déjà par **M. Ranvier** (7, p. 438 et 455). Les veinules des cloisons, ne présentent pas, à la vérité, le calibre des veinules du grand épiploon du Lapin ou des papilles de la pulpe des doigts de l'Homme; mais elles sont presque aussi volumineuses que les veinules sus-hépatiques de la périphérie du foie du Lapin ou du Cochon d'Inde. Ces vaisseaux ainsi que quelques veines déjà plus volumineuses et ayant reçu des veinules nées dans les alvéoles se jettent dans les grosses veines occupant les bords libres des cloisons.

Ces grosses veines, ainsi que cela se voit facilement dans les coupes, sont placées au-dessous d'une travée musculaire plus ou moins épaisse, qui elle-même est recouverte de vaisseaux capillaires.

Certaines cloisons peu élevées ne possèdent pas de veines, et sont formées, au-dessous de la travée musculaire, de deux membranes capillaires adossées.

Il résulte de ces dispositions que, dans une grande étendue du trajet des veines, le sang de ces vaisseaux, quoique oxygéné déjà dans les capillaires, continue à rester en contact presque immédiat avec l'air des poumons.

Si l'on cherche à se rendre compte de la morphologie et des rapports des parties qui, dans ces poumons, jouent le rôle de bronches, on constate tout d'abord que, à la naissance du poumon, le col de cet organe, comparable dans une certaine mesure à une bronche, est placé, comme dans le poumon des Amphibiens urodèles, entre l'artère et la veine; mais on voit aussi que dans le sac pulmonaire lui-même il n'en va pas de même. En effet, dans cet organe, les artères sont à la périphérie, les veines au centre, les parties bronchiques constituées essentiellement par les cellules caliciformes et les cellules à cils vibratiles suivent le trajet des veines, en occupant les bords libres des cloisons.

Ces cellules caliciformes et à cils vibratiles sont les parties essentielles de la bronche, parce que, dans certains animaux, les Tritons par exemple, elles peuvent à elles seules former un ruban bronchique.

Les travées de cellules musculaires sont des organes de soutien. La contraction de ces éléments permet aux cellules à cils vibratiles d'accomplir complètement leur fonction, car elle raccourcit le chemin à suivre par les corps étrangers entraînés par les mouvements des cils vibratiles. On se rend compte de ce phénomène en examinant des préparations obtenues par coupes des poumons de *R. esculenta* et *R. temporaria*, fixés contractés, par le réactif fixateur, après injection vasculaire.

On voit dans ces préparations (Pl. IX, fig. 1 et 2) que, au moment de la contraction des travées musculaires, les cloisons comprises dans le plan de la coupe ont diminué de longueur en même temps que les bords de certaines cloisons raccourcies arrivent au contact les uns des autres, de sorte que, les surfaces tapissées de cils vibratiles étant diminuées d'étendue, les chemins parcourus par les corps étrangers sont raccourcis d'autant.

On conçoit aussi, en examinant ces préparations, comment se forme dans ces sacs pulmonaires une manière de cavité bronchique centrale. De plus, on voit que, au moment de la contraction du poumon, les parois des alvéoles tendent à se rapprocher, ce qui indique bien que tout le système musculaire lisse du poumon se contracte en même temps, contrairement à l'opinion de **H. Kœnigstein**, qui veut que les travées musculaires du bord des cloisons emprisonnent l'air dans les alvéoles (5, p. 621).

Enfin il arrive que, dans ces coupes transversales du poumon de la Grenouille, les veines soient comprises dans le plan de la coupe dans la presque totalité de leur parcours; on les voit alors comme dans la figure 1, Pl. X, arriver à la veine pulmonaire principale dans laquelle elles se jettent, occupant elles-mêmes un plan perpendiculaire à la direction de cette veine.

II. — Vaisseaux lymphatiques; rapports des vaisseaux lymphatiques avec les vaisseaux sanguins.

Les vaisseaux lymphatiques du poumon de la Grenouille ont été décrits et figurés pour la première fois, suivant toute apparence, par **Panizza** (11, p. 28, et Pl. VI, fig. 8 et 9). Cet illustre

anatomiste les injectait de mercure. Nous reproduisons, figure 1, la figure 9 de la Planche VI de l'ouvrage de **Panizza**. On y voit le poumon de *R. esculenta* divisé en champs polygonaux par un réseau lymphatique dessinant les alvéoles et aboutissant à deux vaisseaux plus volumineux qui occupent les faces latérales du poumon et se rendent dans un sinus entourant la racine de l'organe.

La description de **Panizza** fut reproduite par la plupart des auteurs. Quelques-uns cependant attribuent à **Ch. Robin** la découverte des vaisseaux lymphatiques du poumon de la Grenouille. **Ch. Robin**, en effet, découvrit à nouveau ces vaisseaux en 1846; il s'exprime ainsi (12) à leur sujet :

« Les poumons (de la Grenouille) sont aussi couverts de réseaux lymphatiques à mailles polygonales serrées, recueillies par des rameaux plus volumineux qui suivent les rameaux sanguins; il y en a ordinairement un de chaque côté des vaisseaux sanguins. Ils vont se jeter dans la partie antérieure du réservoir (périvertébral). »

Mais, ayant eu la même année connaissance de l'ouvrage de **Panizza** datant de 1833, il en parle en ces termes dans un deuxième travail (13) :

« Les descriptions de **Panizza** correspondent aux miennes dans les moindres détails; ses descriptions et ses figures sont tellement semblables aux résultats que j'ai obtenus sans connaître le travail de ce célèbre anatomiste que tous les physiologistes qui auront étudié cet ordre de vaisseaux ne pourront s'empêcher d'avoir la plus grande confiance dans ses écrits. »

Le travail de **Th. Hoffmann** (2) est, croyons-nous, le seul qui renferme des observations nouvelles, venant s'ajouter à celles de **Panizza**.

Th. Hoffmann, après avoir confirmé l'exactitude des observations de **Küttner** sur les vaisseaux sanguins du poumon de *R. esculenta*, expose le résultat de ses propres recherches sur ceux du poumon de *R. temporaria*. Nous avons parlé, p. 240, de cette partie du travail de **Th. Hoffmann**, aussi n'indiquerons-nous ici que ce qui a trait aux lymphatiques et aux rapports des lymphatiques avec les vaisseaux sanguins.

Th. Hoffmann injecte les lymphatiques du poumon de *R. temporaria* à l'aide d'un appareil présentant une grande analogie avec celui de **Hering**. Il emploie comme masse le bleu de Prusse, le carmin ammoniacal de Beale, le carmin pulvérisé en suspension dans l'eau et enfin des solutions de nitrate d'argent. Il

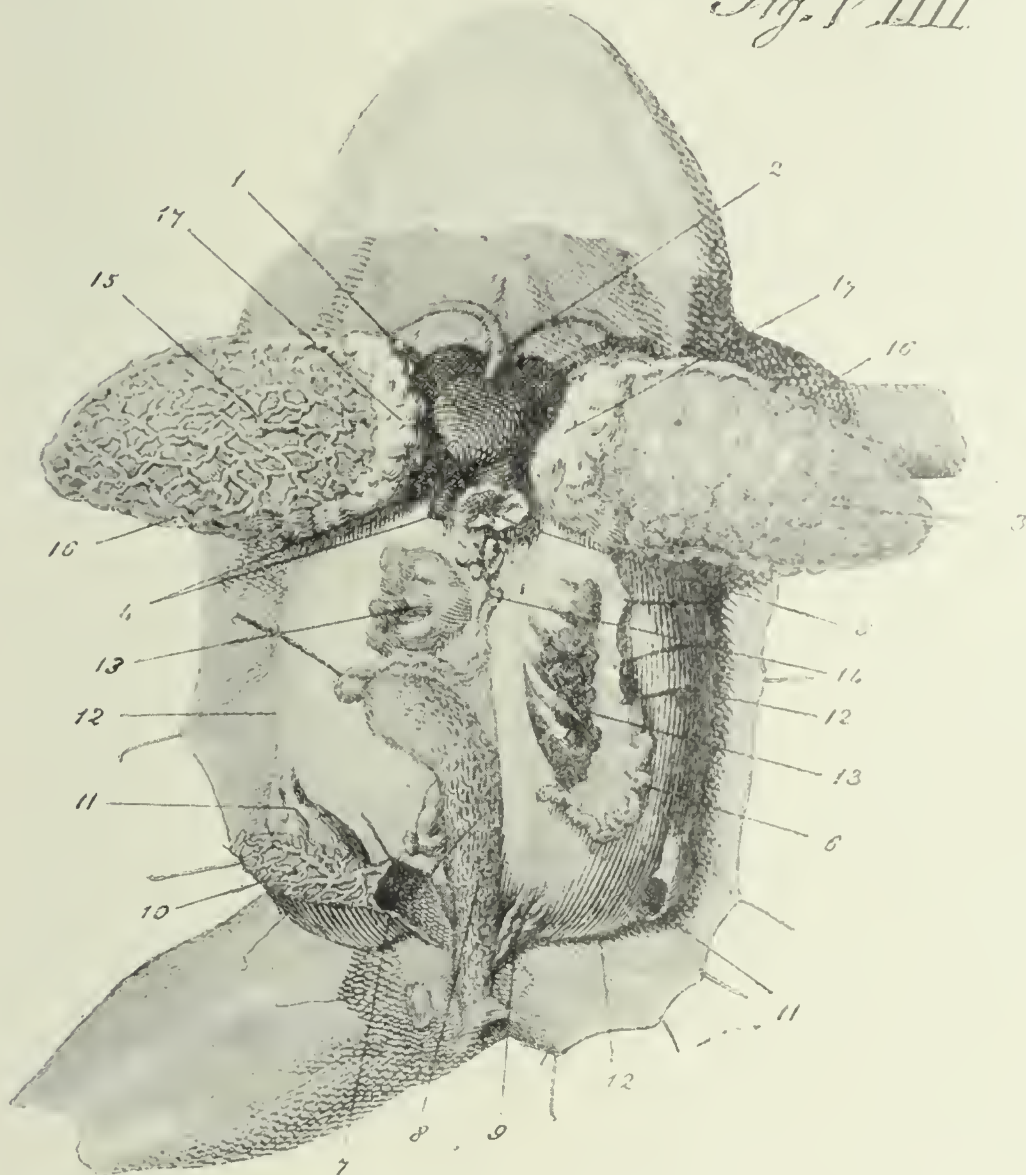


Fig. 1. — Reproduction de la figure 9 de la planche VI de l'ouvrage (11) de **Panizza**. **Panizza** en donne l'explication suivante pour les lymphatiques du poumon de *Rana esculenta* : 15, Vasi linfatici polmonali ; 16, 16, Tronchi polmonali linfatici ; 17, 17, Grande plesso linfatico polmonale.

introduit la canule de l'appareil par piqûre dans la paroi du poumon le long de l'artère principale ; il lie ensuite le poumon, préalablement insufflé par le larynx, sur la canule et procède à l'injection. Quand l'opération réussit, il obtient des préparations dont il donne des dessins dans son travail. Dans l'un de ces dessins les vaisseaux lymphatiques sont remplis d'une masse bleue, tandis que les vaisseaux sanguins sont injectés incomplètement, il est vrai, d'une masse rouge.

Les recherches de **Th. Hoffmann** lui ont permis de vérifier tout d'abord l'exactitude des faits indiqués par **Panizza**, savoir la présence dans le poumon de la Grenouille d'un réseau lymphatique dessinant les alvéoles les plus grands, ceux qui sont facilement visibles à l'œil nu, et la communication des voies lymphatiques du poumon avec le sinus entourant l'extrémité céphalique de l'organe. Mais il est allé plus loin, en montrant tout d'abord que les plus petits alvéoles sont compris chacun dans une maille du réseau lymphatique, puis aussi que, fréquemment, des vaisseaux, partis d'une travée de ce réseau, traversent le fond des alvéoles et s'y terminent quelquefois.

Th. Hoffmann a, en outre, précisé les rapports des lymphatiques avec les artères et avec les veines. Il a montré que dans *R. temporaria* l'artère pulmonaire principale et ses branches sont accompagnées de deux vaisseaux lymphatiques dont les anastomoses transversales constituent un réseau, et que les veines pulmonaires sont généralement croisées seulement par les lymphatiques, qui ne suivent pas leur trajet, exception faite cependant pour le sinus lymphatique placé le long de la grande travée pulmonaire longitudinale interne, parallèle, par conséquent, à la veine principale. Enfin l'injection de nitrate d'argent n'ayant pas permis à **Th. Hoffmann** de déceler dans les voies lymphatiques du poumon de la Grenouille rousse la présence de lignes intercellulaires limitant des plaques endothéliales, il en conclut[1] que l'endothélium de ces vaisseaux est resté embryonnaire.

Afin de vérifier ces différentes données, nous avons injecté de bleu de Prusse additionné ou non de gélatine, et plus tard d'une solution de nitrate d'argent à 1 p. 300 mélangée ou non de gélatine, les voies lymphatiques du poumon de *Rana esculenta* et de *Rana temporaria.*

Le premier procédé que nous ayons employé est celui de l'injection par piqûre directe dans un des troncs lymphatiques accompagnant les artères principales. Nous nous sommes servi des canules et de la seringue employées par M. **Ranvier** (7, p. 500) pour les injections des chylifères du Rat, et qui nous

1. Doch ist das Endothel derselben nur ein rudimentäres (2, p. 54).

avaient donné de bons résultats dans l'étude des lymphatiques du poumon des Tritons (14). Nous avons trouvé que, en effet, comme l'indique **Th. Hoffmann**, il est avantageux, pour que l'opération réussisse, que le poumon soit gonflé d'air. Dans certains cas, dès l'ouverture de l'abdomen, on trouve le poumon plein d'air et l'on peut alors procéder immédiatement à l'opération. Dans d'autres cas, le poumon étant rétracté, on le remplit d'air par l'intermédiaire d'une canule fixée au larynx à l'aide d'une ligature. Nous avons fait les piqûres en dirigeant la pointe de la canule vers l'extrémité caudale de l'organe et nous sommes arrivé sans grande difficulté à remplir de la masse les voies lymphatiques, à une condition, toutefois, c'est que ces voies soient naturellement et facilement perméables. Naturellement, parce que, lorsque les capillaires lymphatiques sont vides, leur lumière est effacée par l'adossement de leurs parois, et qu'alors la canule, quelle que soit la finesse de la pointe, n'y pénètre pas; facilement, parce que, quand les réseaux ne se remplissent pas immédiatement sous une pression très faible, une pression plus forte produit des ruptures. Nous connaissions quelques-unes des conditions de perméabilité des lymphatiques du poumon des Amphibiens; nous avions remarqué il y a plusieurs années que, dans les Tritons en particulier, les lymphatiques périartériels et périveineux paraissent se vider par compression au moment où les vaisseaux sanguins se remplissent. Nous avions constaté aussi que si, après avoir injecté une petite quantité de bleu dans un des réseaux lymphatiques pulmonaires de la Grenouille, on laissait le poumon se contracter, le bleu contenu dans les lymphatiques se déplaçait et même quelquefois disparaissait complètement, après avoir pénétré dans le sinus entourant l'extrémité céphalique du poumon. Ces données, importantes assurément au point de vue de la physiologie du cours de la lymphe, nous ont permis d'arriver facilement à un résultat satisfaisant ou tout au moins d'obtenir des préparations qui nous paraissent plus démonstratives que celles de nos prédécesseurs.

Nous avons aussi, afin de bien nous rendre compte du trajet des lymphatiques du poumon de la Grenouille, imaginé un autre procédé pour les mettre en lumière. Nous avons utilisé les

Janvier 1905.

dimensions relativement considérables du sinus périveineux, pour y placer une grosse canule à extrémité mousse. La canule ayant été introduite dans le sinus périveineux du poumon droit, sa pointe dirigée du côté de la racine de l'organe y fut fixée par une ligature enserrant tout le poumon. L'injection poussée, par conséquent, vers l'extrémité céphalique du poumon droit pénétra dans le sinus périveineux droit, puis dans le sinus pulmonaire impair et médian, dans le sinus périveineux gauche, et enfin, dans les réseaux lymphatiques péri-artériels et péri-alvéolaires gauches. En poursuivant l'injection nous avons injecté le sac péri-œsophagien et nous avons vu le bleu passer dans le sinus longitudinal de l'intestin et enfin dans la citerne rétro-péritonéale. Nous rapportons cette expérience parce qu'elle nous a semblé éclaircir un point douteux pour E. Gaupp (3, II. Abth., p. 528, et III. Abth., p. 77), savoir la communication du sinus pulmonaire avec le sac péri-œsophagien, et aussi parce que, après l'avoir répétée dans des conditions variées, nous avons pu constater que, souvent, les lymphatiques du poumon sont, pour des raisons que nous ne connaissons pas, imperméables partiellement ou totalement. En effet, tout étant bien disposé pour l'opération, il nous est arrivé plusieurs fois de voir la masse bleue passer dans la citerne rétro-péritonéale sans qu'aucun réseau lymphatique pulmonaire soit injecté, et cela dans des conditions très variées. Nous avons essayé de pratiquer l'injection plusieurs heures après la mort par curarisation, ou bien encore, nous avons opéré sur des animaux dont la respiration pulmonaire était plus ou moins active sans pour cela réussir à coup sûr.

Pour ce qui est des préparations dans lesquelles les vaisseaux sanguins sont remplis d'une masse carminée à la gélatine, tandis que les vaisseaux lymphatiques sont injectés de bleu, nous les avons obtenues en injectant les vaisseaux sanguins, après les vaisseaux lymphatiques, par le bulbe du cœur suivant les procédés classiques. Nous savions, d'ailleurs, que les incisions à la paroi abdominale, incisions que l'on cautérise du reste, n'empêchent nullement l'opération parce que la masse pénètre dans les vaisseaux du poumon et dans ceux de la muqueuse bucco-pha-

ryngienne, avant de pénétrer dans les vaisseaux des autres organes.

Nous avons fixé les poumons injectés, sans leur permettre de se rétracter, en les emplissant du liquide fixateur par la canule laissée en place dans le larynx.

Dans des préparations faites à plat, la face pleurale du poumon étant tournée du côté de l'observateur, nous avons constaté tout d'abord que le réseau lymphatique indiqué par **Panizza**, décrit ensuite par **Th. Hoffmann**, est constitué par des travées plus ou moins volumineuses enserrant complètement dans les mailles, qu'elles forment en s'anastomosant, les alvéoles du poumon et cela aussi bien dans *R. temporaria* que dans *R. esculenta*.

Les artères et les artérioles sont accompagnées chacune de deux troncs lymphatiques réunis par des anastomoses transversales très nombreuses et affectant des dimensions souvent considérables. Il s'ensuit que l'artère pulmonaire principale de *R. temporaria* et les artères principales de *R. esculenta* sont souvent complètement couvertes par un réseau lymphatique. Les lymphatiques satellites des artères, ainsi que leurs branches anastomotiques, ont un calibre beaucoup plus considérable que ne l'indique **Th. Hoffmann** dans ses dessins; on en jugera en jetant un coup d'œil sur la figure 1 de la Planche XI. Certaines branches, émises par les travées du réseau péri-alvéolaire, traversent, en effet, comme le dit cet auteur, l'aire des alvéoles et souvent s'y terminent par des extrémités plus ou moins émoussées. Ces terminaisons peuvent être ou bien véritables ou bien apparentes.

Étant donné ce que nous savons sur la perméabilité des lymphatiques, ces figures peuvent indiquer un capillaire lymphatique partiellement perméable pour des raisons que nous ne connaissons pas. D'autre part, comme le calibre de ces vaisseaux lymphatiques est loin d'être régulier, comme leur paroi présente de nombreuses bosselures et même, des bourgeons, il est fort possible que certaines de ces pointes soient de petits vaisseaux en train de s'accroître ou arrêtés dans leur croissance. Des dispositions semblables ayant été observées par **M. Ranvier** (8), sur

les capillaires lymphatiques de plusieurs organes de la Grenouille, on ne saurait être surpris de les rencontrer dans les vaisseaux du même ordre du poumon.

Nous avons, aussi, comme **Th. Hoffmann**, toujours trouvé le réseau lymphatique, ainsi que les vaisseaux périartériels, plus rapprochés de la surface pleurale que les capillaires sanguins et les artères.

Quant au sinus qui longe le bord interne de l'organe, il est en contact avec la veine quand elle est définitivement formée, c'est-à-dire à partir des deux tiers céphaliques du poumon, et il n'est pas complètement périveineux. Nous le désignons ainsi, peut-être à tort, pour qu'on ne puisse pas le confondre avec le sinus veineux. Il est traversé par des brides connectives, nombreuses surtout dans *Rana temporaria*, et il n'est en réalité qu'un prolongement du grand sinus pulmonaire.

Lorsque, après injection des lymphatiques du poumon de la Grenouille, on examine la surface interne de ce poumon fendu suivant sa longueur et étalé dans un baquet rempli du liquide fixateur employé, on voit que les bords libres des cloisons incomplètes divisant l'organe sont dessinés par le bleu de la masse d'injection. Si alors on détache, à l'aide de ciseaux, ces bords des cloisons et qu'on les soumette à l'examen microscopique, on constate, avec un faible grossissement., que ces bords sont occupés par les travées d'un réseau lymphatique excessivement riche. Ce réseau, que nous n'avons trouvé indiqué par aucun des auteurs dont nous avons pu consulter les travaux, doit être évidemment considéré comme le réseau terminal ou le réseau d'origine des lymphatiques du poumon de la Grenouille. Nous l'avons observé dans *Rana esculenta* et dans *Rana temporaria*. Le bord libre de certaines cloisons est longé par deux capillaires lymphatiques qui cheminent à côté de la travée musculaire qui limite ce bord. Ces vaisseaux forment de gros confluents aux points où se réunissent trois cloisons (fig. 2, Pl. X). Quand ils sont bien remplis, ils présentent des dimensions considérables et semblent sous-épithéliaux; nous verrons dans un instant qu'en réalité ils ne possèdent pas ce dernier caractère. Dans bien des préparations, ce réseau lymphatique d'origine

est incomplètement rempli par la masse d'injection; quelquefois, il ne s'injecte pas du tout.

Il en est de même des vaisseaux qui le font communiquer avec le réseau périalvéolaire, les lymphatiques périartériels et le sinus périveineux. Nous avons étudié ces derniers vaisseaux dans des préparations de cloisons séparées complètement du poumon par des incisions pratiquées dans le poumon le long des bords d'insertion de ces cloisons. Ces préparations ont été faites à plat, après injection double, de sorte que l'on y peut observer, en même temps que le trajet des vaisseaux lymphatiques injectés de bleu, leurs rapports avec les vaisseaux sanguins remplis d'une masse rouge. Nous avons pu constater ainsi que les branches du réseau lymphatique terminal, longeant les travées musculaires des cloisons, cheminent au-dessus ou au-dessous des veines placées au voisinage du bord libre des cloisons, mais toujours au-dessous du réseau capillaire sanguin, la surface interne du poumon étant supposée dans le plan supérieur. Il s'ensuit que si les travées du réseau lymphatique terminal paraissent sous-épithéliales dans les préparations où les lymphatiques sont seuls injectés, cette apparence tient à ce que l'on n'y distingue pas les capillaires sanguins; s'il y a quelque part un rapport de contiguïté entre les cellules épithéliales et les vaisseaux lymphatiques, ce rapport ne peut exister que dans les mailles intercapillaires. L'examen de ces mêmes préparations de cloisons vues à plat et dans leur totalité nous a montré que, du réseau lymphatique terminal partent des vaisseaux qui cheminent entre les deux réseaux capillaires sanguins adossés de ces cloisons. Ces vaisseaux accompagnent généralement les artérioles qui se résolvent en capillaires dans les cloisons et les veines qui y cheminent ou qui s'y forment; ils s'anastomosent avec les travées des réseaux périartériels, ou se rendent dans le sinus périveineux. C'est par leur intermédiaire que la lymphe du réseau terminal peut passer dans les autres réseaux lymphatiques du poumon. Ces vaisseaux lymphatiques de communication présentent les mêmes irrégularités que les autres. Nous y avons observé des bosselures, des dispositions en anneau de clef, etc.

Nous avons pratiqué aussi, comme nous le disions plus haut, des injections de nitrate d'argent en solution à 1 p. 300 et de gélatine argentée dans les vaisseaux lymphatiques pulmonaires de *R. esculenta* et *R. temporaria*. Nous avons ainsi obtenu des préparations dans lesquelles la paroi de tous ces vaisseaux, réseau d'origine, réseau périalvéolaire, vaisseaux de communication des deux réseaux, etc., paraît formée d'une couche de cellules plates à bords denticulés, dont le dépôt d'argent dessine parfaitement, en les limitant, les plaques endothéliales. Il semble donc que, dans le poumon de la Grenouille, les vaisseaux lymphatiques sont, comme dans les autres organes du même animal, des capillaires lymphatiques parfaitement développés (fig. 2 et fig. 1 et 2, Pl. XII).

Il nous est permis de comparer les dispositions anatomiques que nous venons de décrire à celles que l'on observe dans d'autres organes, l'intestin moyen, par exemple. Nous savons que, dans l'intestin moyen de *R. esculenta*, les lymphatiques des plis, représentant les chylifères des villosités des Mammifères, sont constitués, ainsi que l'a montré M. **Ranvier**, par un capillaire lymphatique parallèle à la surface de la membrane, formant un méandre très compliqué et dont le plan est dessiné par l'ensemble des plis intestinaux (9). Ce lymphatique est évidemment l'analogue morphologique du réseau d'origine des poumons, avec cette différence que dans le poumon la confluence ne s'est pas produite complètement et que le réseau persiste avec ses travées. Mais il faut remarquer que dans l'intestin, comme dans le poumon, les lymphatiques sont toujours séparés de la surface interne de l'organe [1] par un réseau très riche de capillaires sanguins, de sorte que, dimensions des voies lymphatiques de l'intestin moyen mises à part, les vaisseaux sanguins affectent avec les vaisseaux lymphatiques les mêmes rapports dans le poumon et dans l'intestin moyen.

On remarquera, en outre, que dans les cloisons du poumon

1. Nos observations sur les rapports réciproques des vaisseaux lymphatiques et des vaisseaux sanguins dans le poumon de la Grenouille et du Triton viennent à l'appui de celles de M. **Ranvier** qui établissent la loi générale présidant à ces rapports. (**L. Ranvier** [7] p. 670, [8], et *Comptes rendus Acad. des Sciences*, t. CXXIII, p. 923; 1896.)

de la Grenouille, cloisons dont les bords libres forment une bronche réticulée, les vaisseaux sont disposés comme dans un organe d'absorption. L'absorption des liquides par le poumon de la Grenouille est un phénomène bien connu, mais nous ignorons quel en est le siège exact et, suivant toute apparence, il n'est pas très fréquent dans les conditions normales de l'existence de ces animaux. Quant aux substances pulvérulentes, elles sont (l'expérience le prouve) chassées par les cils vibratiles dans le pharynx et de là dans le tube digestif; il en est de même des graisses liquides, émulsionnées ou non. On est donc naturellement amené à conclure que les vaisseaux jouent un rôle dans la nutrition des éléments des cloisons, au voisinage desquels ils sont placés, et que le réseau capillaire sanguin, tout en étant un réseau respiratoire, fournit aux cellules musculaires et aux cellules épithéliales le plasma nutritif nécessaire à leur existence. Les cellules épithéliales caliciformes et à cils vibratiles des cloisons sont donc placées dans les mêmes conditions que les cellules endothéliales du poumon et que les cellules caliciformes et à cils vibratiles du plancher de la bouche. Les cellules musculaires de ces cloisons vivent au voisinage d'un réseau capillaire respiratoire, comme celles qui traversent les alvéoles. Il n'est pas besoin, comme le fait H. Kœnigstein (6, p. 349), d'invoquer la présence d'une artère bronchique pour le poumon de la Grenouille. Cette artère, que H. Kœnigstein n'a d'ailleurs rencontrée que trois fois dans *R. temporaria*, était peut-être, comme il le dit, du reste, une anomalie; d'ailleurs, étant une branche de la laryngée, elle ne peut contenir que du sang veineux (15).



Fig. 2. — Un des vaisseaux lymphatiques, accompagnant l'artère pulmonaire de *Rana temporaria*, rempli de gélatine argentée. — *a*, artère ; *l*, vaisseau lymphatique.

Nos observations nous portent, d'autre part, à admettre que les cellules musculaires lisses peuvent, dans de certaines conditions, vivre parfaitement à une distance notable des vaisseaux sanguins. En effet, nous avons remarqué que, dans le mésentère de certains animaux [1] contenant, ainsi que cela est indiqué par Leydig (16, p. 368), des cellules musculaires lisses, ces cellules peuvent être placées à une certaine distance des capillaires sanguins. Nous avons constaté aussi que, dans les poumons des Caméléons, les vaisseaux n'accompagnent pas les faisceaux de cellules musculaires qui forment la charpente des prolongements de ces organes. On est donc forcé de constater qu'il peut suffire, suivant toute apparence, à ces cellules de se trouver dans une cavité lymphatique où elles puisent leurs matériaux de nutrition et où elles éliminent leurs déchets.

Les cellules musculaires des travées du poumon de la Grenouille sont donc placées dans de bonnes conditions parce que, accompagnées d'un grand nombre de vaisseaux sanguins, elles sont de plus au voisinage d'un réseau lymphatique excessivement riche. Comme on le voit, enfin, il n'y a pas lieu de considérer uniquement, ainsi que le font certains auteurs, F.-E. Schultz (10), par exemple, comme un réseau de nutrition le réseau capillaire sanguin des bords des cloisons pulmonaires.

Nous devons ajouter que nous avons observé dans le poumon de *Bufo vulgaris* un réseau lymphatique d'origine de tous points comparable à celui que nous venons de décrire dans le poumon de *Rana esculenta* et de *Rana temporaria*.

Indications bibliographiques.

1. Küttner. — Beitrag zu den Kreislaufsverhältnissen der Froschlunge. *Virchow's Archiv*, t. LXI, p. 21, 1874.
2. Th. Hoffmann. — *Die Lungen-Lymphgefässe der Rana temporaria.* Inaugural Dissertation, Dorpat, 1875.
3. E. Gaupp. — A. Ecker's u. R. Wiedersheim's *Anatomie des Frosches*, 2e édition par E. Gaupp, III. Abth., 1901, et II. Abth., 1899.
4. E. Suchard. — Structure du poumon du Triton et de la Salamandre maculée. *Arch. d'Anat. microscopique*, t. VI, p. 170, 1903.

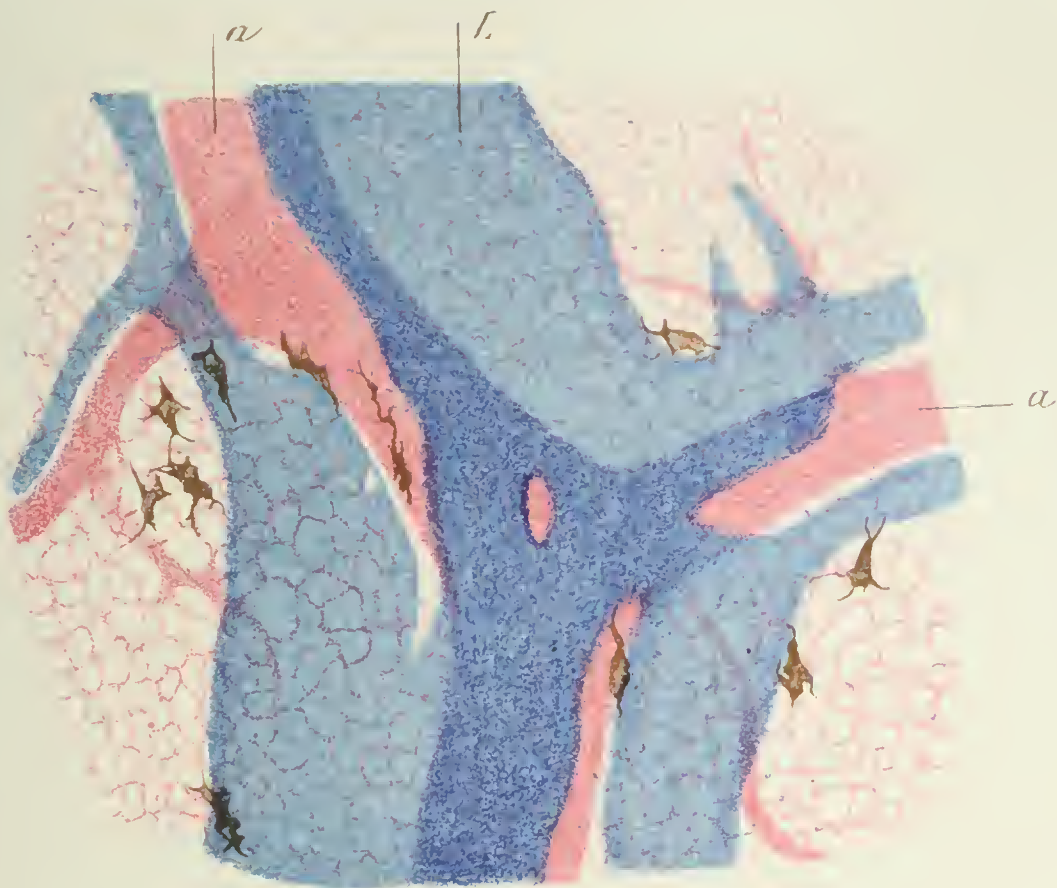
1. Tritons, Salamandres, Tortues, etc.

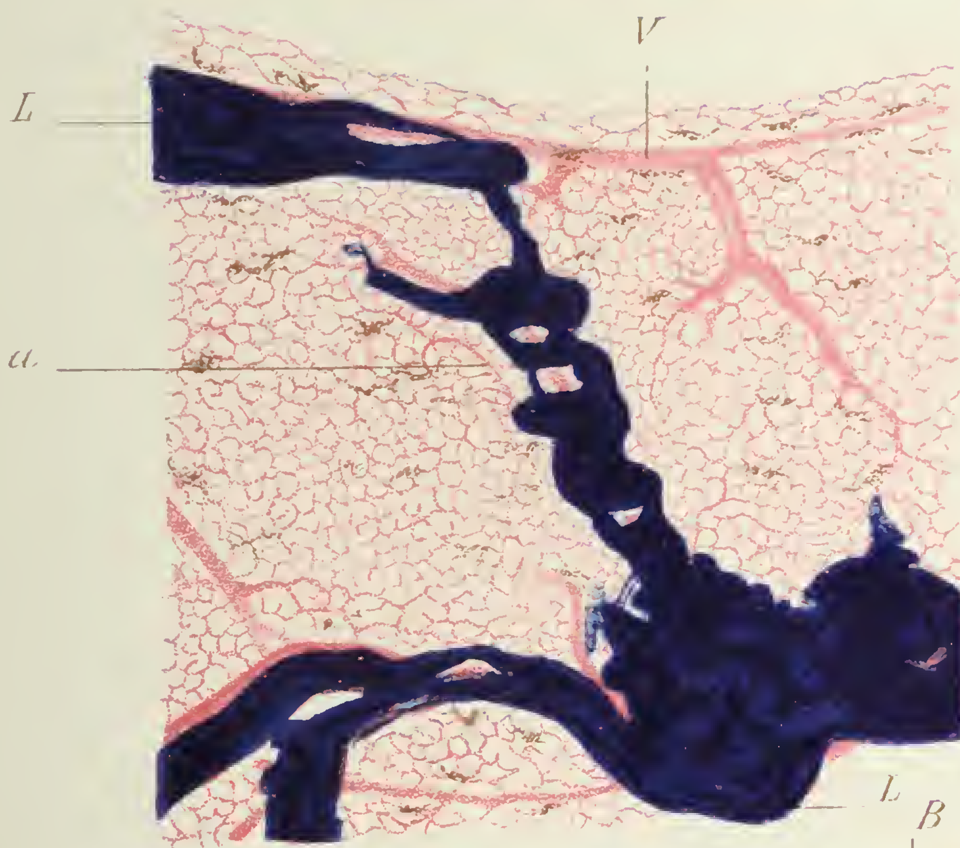

a
B
a
V
1
v
v
B
a
v
A. KARAIANSKI
2

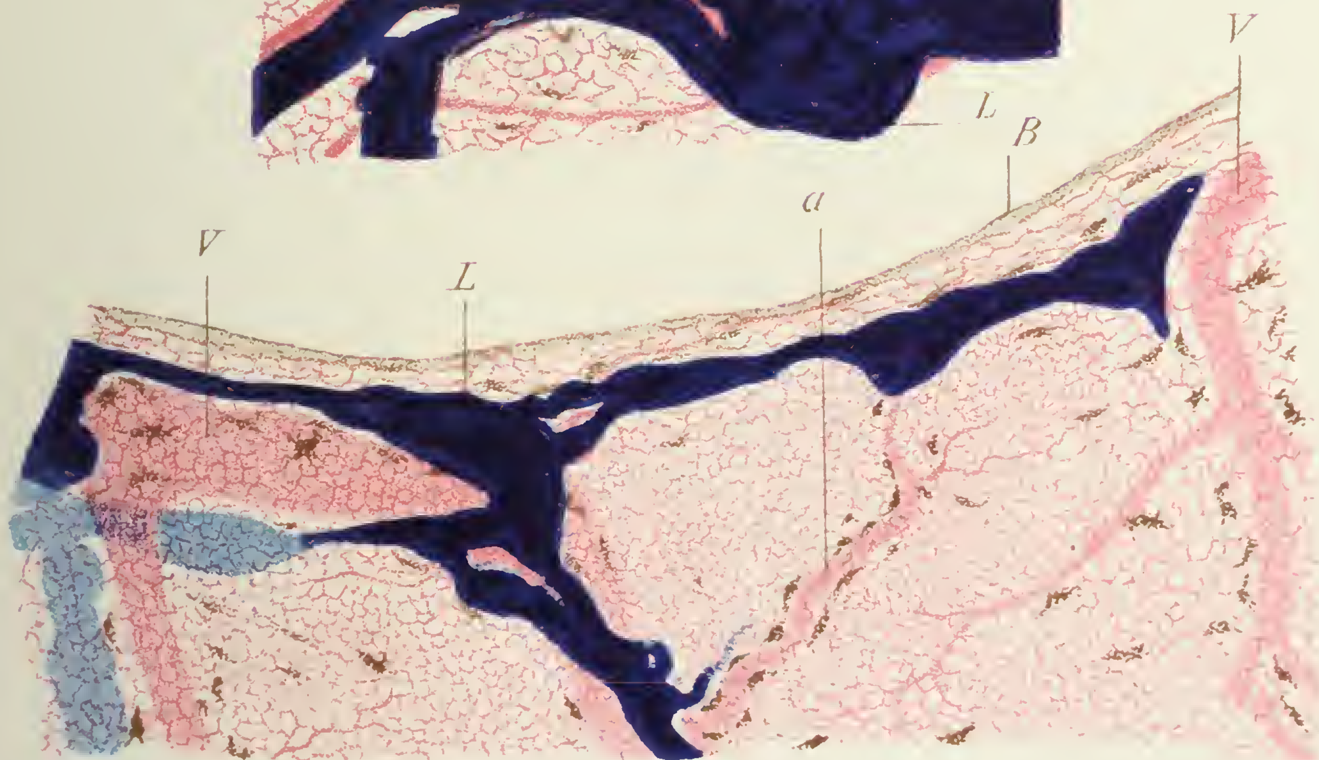




Masson & Cie, Éditeurs







Karmanski, del.
Masson et Cie éditeurs



1



2

Masson & Cie, Editeurs

5. H. Königstein, — Die Funktion der Muskulatur in der Amphibienlunge. *Pflüger's Archiv*, T. XCV, p. 616, 1903.
6. H. Königstein. — Zur Morphologie und Physiologie des Gefässsystems am Respirationstrakt. *Anat. Hefte*, 69 Heft (XXII Bd., Heft 2), p. 307, 1903.
7. L. Ranvier. — *Traité technique d'Histologie*, 2e édition, 1889.
8. L. Ranvier. — Morphologie du système lymphatique. De l'origine des lymphatiques dans la peau de la Grenouille. *Comptes rendus Académie des Sciences*, t. CXX, p. 132, 1895.
9. L. Ranvier. — La théorie de la confluence des lymphatiques et la morphologie du système lymphatique de la Grenouille. *Comptes rendus Académie des Sciences*, t. CXXIII, p. 970, 1896.
10. F. E. Schultze. — Stricker's *Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere*, p. 480, 1871.
11. Bartolomeo Panizza. — *Sopra il sistema linfatico dei Rettili ricerche zootomiche*. Pavie, 1833.
12. Ch. Robin. — Observations faites sur la Grenouille verte. *L'Institut*, t. XIV, p. 35, 1846.
13. Ch. Robin. — Note sur le système lymphatique abdominal des Grenouilles. *L'Institut*, t. XIV, p. 200, 1846.
14. E. Suchard. — Des vaisseaux sanguins et lymphatiques du poumon du Triton crêté. *Arch. d'anat. microscopique*, t. III, p. 140, 1900.
15. E. Suchard. — Structure du bulbe du cœur, du tronc artériel et des vaisseaux qui partent de ce tronc chez quelques Batraciens. *Arch. d'Anat. microscopique*, t. V, p. 457, 1902.
16. Leydig. — *Traité d'Histologie de l'homme et des animaux*, traduction Lahillonne, 1866.

Explication des figures des planches.

Planche IX.

Fig. 1. — Coupe transversale du poumon contracté de *Rana esculenta*, intéressant le tiers moyen de l'organe et faite après injection vasculaire de bleu à la gélatine. *a*, *a*, artères pulmonaires; V, veines pulmonaires; B, cloisons bronchiques comprises plus ou moins complètement dans le plan de la coupe. Grossissement faible.

Fig. 2. — Coupe transversale du poumon contracté de *Rana temporaria*, intéressant le tiers supérieur de l'organe et faite après injection vasculaire de bleu à la gélatine. *a*, artère pulmonaire; *v*, *v*, *v*, veines pulmonaires; B, cloisons bronchiques dont on distingue le revêtement épithélial. Grossissement faible.

Planche X.

Fig. 1. — Une cloison du poumon de *Rana temporaria*, comprise dans une coupe transversale de l'organe faite après injection vasculaire. *v*, *v*, veines pulmonaires; B, revêtement épithélial du bord libre de la cloison. Grossissement moyen.

Fig. 2. — Angle de réunion de trois cloisons du poumon de *Rana esculenta*; le bord libre des cloisons a été dessiné, le poumon étant étalé à plat, sa surface interne en haut. *m*, travée musculaire; L, confluent lymphatique; Grossissement plus fort que celui de la figure 1.

PLANCHE XI.

FIG. 1. — Injection double du poumon de *Rana esculenta*. *a*, *a*, artères; L, réseau lymphatique périartériel. Grossissement faible.

FIG. 2. — Cloison du poumon de *Rana esculenta*, détachée de l'organe et vue à plat. Injection double. V, veine suivant le bord libre de la cloison; *a*, artère; L, L, vaisseaux lymphatiques. Le vaisseau lymphatique du réseau d'origine suivant le bord libre n'est pas rempli complètement. Grossissement faible.

FIG. 3. — Cloison pulmonaire de *Rana esculenta*, dessinée comme dans la figure 2. Injection double. *a*, artère; *v*, *v*, veines; L, vaisseaux lymphatiques; B, revêtement épithélial du bord libre de la cloison. Grossissement faible.

PLANCHE XII.

FIG. 1. — Réseau lymphatique du poumon de *Rana esculenta*, vu dans une préparation à plat de l'organe. *m*, *m*, travées musculaires; L, L, vaisseaux lymphatiques remplis de gélatine argentée. Grossissement moyen

FIG. 2. — L, vaisseaux lymphatiques du poumon de *Rana esculenta* remplis de gélatine argentée, accompagnant une artère pulmonaire A. Les cellules musculaires de l'artère sont incomplètement dessinées par le dépôt d'argent.

LES LEUCOCYTES DU SANG
CHEZ LES EMBRYONS DES MAMMIFÈRES

Par MM. J. JOLLY et M. ACUNA.

(*Travail du Laboratoire d'Histologie du Collège de France.*)

Nous ne possédons que très peu de renseignements sur le mode d'apparition des leucocytes dans le sang de l'embryon. Ce qui semble seulement connu, c'est que les leucocytes n'arrivent dans la circulation générale qu'après les hématies. Nous nous sommes proposé d'étudier ce sujet, et d'examiner, chez quelques Mammifères, quel était le moment d'apparition des différentes formes de leucocytes dans le sang.

Cette question est intéressante à deux titres principaux : d'abord, au point de vue de l'hématopoïèse, et ensuite, au point de vue de l'expérimentation ; nous savons, en effet, que les substances toxiques peuvent passer du sang de la mère dans le sang du fœtus, mais nous ignorons encore les modifications histologiques qu'elles impriment au sang et à l'hématopoïèse chez l'embryon.

Nous nous sommes adressés au Cobaye, au Rat et à la Souris. Nous avons laissé de côté la question de l'origine première des cellules sanguines et l'étude de ces éléments dans l'aire vasculaire. Nous avons également laissé de côté la question intéressante des cellules lymphoïdes aptes à se transformer en hématies (érythroblastes).

Nous avons eu à notre disposition trente-trois embryons de Cobaye de 4 millimètres à 105 millimètres ; cette dernière dimension correspond à peu près à des fœtus à terme. Nous avons examiné comparativement le sang de douze femelles pleines,

le sang de six Cobayes adultes et de huit jeunes Cobayes d'âges différents, depuis le jour de la naissance jusqu'à l'âge de 4 mois; plusieurs ont été suivis à des intervalles réguliers[1].

Voici les résultats obtenus chez cet animal :

Chez deux embryons de 4 millimètres, le sang est entièrement formé par de volumineux globules rouges, dont le noyau remplit une assez grande partie de la cellule, et qui se multiplient par karyokinèse; les préparations présentent de nombreuses figures de division. Ces éléments correspondent aux « métrocytes de première génération » d'**Engel**[2].

Ils contiennent une hémoglobine fragile; quelques-uns semblent même ne pas en avoir et correspondent ainsi aux érythroblastes[3] des auteurs. Dans le sang de ces embryons, nous n'avons pas trouvé de leucocytes bien caractérisés et faciles à distinguer des érythroblastes.

Dans un embryon de 16 millimètres, le sang contient encore de nombreux globules rouges nucléés, mais les globules rouges sans noyau sont apparus et sont déjà les plus nombreux. Les hématies nucléées répondent, les unes aux formes primordiales (métrocytes de première génération d'**Engel**), les autres, à des cellules volumineuses, à noyau plus petit et condensé (métrocytes de deuxième génération d'**Engel**); d'autres enfin ont le volume des globules rouges sans noyau et répondent aux « normoblastes » d'**Ehrlich**. Chez cet embryon, on trouve des cellules qui peuvent être considérées comme des leucocytes :

1. Les embryons étaient mesurés de l'éminence occipitale à la racine de la queue. Le sang était recueilli dans le cœur avec une pipette et étalé sur lames; quelquefois, nous avons utilisé le sang des vaisseaux ombilicaux. Le sang était fixé. soit par dessiccation, soit frais par les mélanges chromo-osmiques. La fixation par dessiccation était complétée par les vapeurs d'acide osmique, ou par l'acide chromique ou par l'alcool absolu. Les préparations étaient colorées par les méthodes usuelles, sur lesquelles nous ne croyons pas utile d'insister; nous renvoyons à ce qui en a été dit par l'un de nous dans des publications antérieures. Presque toutes les préparations ont été examinées par chacun de nous et les résultats ainsi contrôlés par ce double examen.

2. C. S. Engel, Zur Enstehung der Körperlichen Elemente des Blutes. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. 42. 1893. p. 217. — Id., Weiterer Beitrag zur Entwickelung der Blutkörperchen beim menschlichen Embryo. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. 53, 1898, p. 322.

3. Un certain nombre d'auteurs appliquent le terme d'érythroblastes aux globules rouges nucléés des Mammifères: nous pensons que, pour éviter la confusion, il faut absolument réserver cette dénomination aux cellules lymphoïdes, aptes, d'après la théorie, à se transformer en globules rouges nucléés.

1° des cellules ayant tous les caractères des lymphocytes de petite taille ; on les reconnaît avec certitude sur les préparations fixées par les mélanges chromo-osmiques, à l'état frais, suivant la méthode recommandée par l'un de nous; le noyau est alors parfaitement fixé, la disposition de la chromatine est tout à fait différente de ce qu'elle est dans le noyau des hématies et des érythroblastes ; 2° des cellules plus volumineuses à gros noyau contenant un nucléole vrai, et dont le cytoplasma, homogène, prend bien les couleurs basiques ; ces cellules ressemblent donc à certains myélocytes qu'on trouve communément dans la moelle rouge de l'adulte ; 3° des cellules à noyau arrondi, remplies de globules rouges phagocytés.

Chez quatre embryons de 19, 20 et 25 millimètres, les globules rouges sans noyau représentent les éléments les plus nombreux ; les hématies primordiales (métrocytes primaires) sont très diminuées de nombre et disparaissent même peu à peu ; les métrocytes secondaires[1] sont rares; ce qui domine, à côté des normocytes, ce sont les petits globules rouges nucléés à noyau condensé (normoblastes d'**Ehrlich**). A cette époque du développement, on trouve, dans le sang, des leucocytes, mais ils sont extrêmement rares. Ce sont surtout des lymphocytes de petite taille, auxquels se joignent quelques cellules à noyau vésiculeux et à nucléole, et des phagocytes, exceptionnels. On peut trouver, dans certaines préparations, des groupes de cellules endothéliales ou épithéliales provenant du péricarde ou des téguments et qui s'introduisent dans les préparations pendant la prise de sang. Elles n'appartiennent pas au sang de la circulation.

Chez six embryons de 30, 31, 32 et 42 millimètres, il n'existe plus guère de gros globules rouges nucléés, et même, les normoblastes sont déjà beaucoup moins nombreux. Cependant les globules rouges en karyokinèse qu'on voyait chez les embryons plus jeunes se rencontrent encore jusqu'à cette époque, mais naturellement de plus en plus rares. Les

1. Nous prenons les dénominations d'**Engel** pour faciliter au lecteur l'homologation de ces éléments, mais sans attacher, pour le moment, à ces termes, aucune signification précise, au point de vue de la généalogie des hématies.

divisions sont devenues exceptionnelles dans l'embryon de 42 millimètres. Pour les leucocytes, les constatations sont les mêmes que sur les embryons de 19 à 25 millimètres.

Chez neuf embryons de 52, 53, 60, 65, 68, 70 et 72 millimètres, l'aspect du sang change encore. Les normoblastes sont devenus rares : il faut les chercher. On ne trouve plus jamais de figures de multiplication des hématies. Quant aux leucocytes, très rares dans les périodes précédentes, ils sont encore exceptionnels. On n'observe que des lymphocytes, appartenant aux formes les plus petites. De plus, ils sont toujours peu nombreux : il faut parcourir une préparation entière pour en trouver 5 à 10 et souvent moins. On ne rencontre, dans le sang, à cette époque, que cette forme de leucocyte.

C'est dans le sang des embryons de 75 millimètres qu'apparaissent les leucocytes à noyau polymorphe. Ils sont, d'abord, extrêmement rares; ils augmentent légèrement de nombre chez les embryons plus rapprochés du terme de la parturition. Nous avons examiné neuf embryons de 75 millimètres à 105 millimètres. Les normoblastes sont devenus exceptionnels. Ils sont d'autant plus rares que l'embryon est plus âgé. Les leucocytes sont un peu moins exceptionnels qu'à la période précédente, mais encore rares; on en trouve seulement une vingtaine dans une préparation. A côté des lymphocytes, on observe des leucocytes à noyau polymorphe, mais toujours plus rares que les lymphocytes, même chez les embryons les plus âgés; il existe environ, pour dix lymphocytes, un leucocyte à noyau polymorphe. Ces leucocytes contiennent les granulations β d'**Ehrlich**. C'est seulement chez les embryons les plus âgés que nous avons trouvé des cellules éosinophiles.

Si on examine le sang des Cobayes nouveau-nés jusqu'à l'état adulte, on obtient une proportion d'environ 50 p. 100 lymphocytes petits et grands, 49 p. 100 polynucléaires et 1 p. 100 éosinophiles, avec des variations, quelquefois assez importantes (allant de 35,5 à 66 p. 100 pour les lymphocytes), mais qui ne sont pas en rapport avec l'âge. En effet, cette proportion est la même que celle que nous avons trouvée chez les Cobayes adultes. Chez ces derniers, nous avons obtenu comme moyenne :

45,5 p. 100 polynucléaires (avec maxima et minima de 32-66, la plupart des chiffres oscillant entre 40 et 54 p. 100), 53 p. 100 mononucléaires, 1 p. 100 éosinophiles, ce dernier chiffre variant assez peu.

Parmi les cellules à noyau arrondi, un certain nombre (environ 7 p. 100 en moyenne) renferment dans leur cytoplasme une grosse vacuole remplie d'un globule de substance réfringente, qui prend les couleurs acides, qui paraît de consistance huileuse et semble quelquefois s'échapper de la vacuole qui la contient. Ces cellules, qui existent normalement dans le sang du Cobaye adulte, nous ne les avons pas rencontrées dans le sang des embryons. Elles sont connues du reste depuis les travaux de **Kurloff**[1], qui, pour le sang du Cobaye adulte, a donné des chiffres analogues aux nôtres[2].

Enfin, on observe, dans le sang des Cobayes jeunes et adultes, mais pas chez les embryons, des leucocytes à granulations volumineuses, prenant les couleurs basiques, que l'un de nous a rapprochées des Mastzellen ou cellules d'**Ehrlich**, dont elles diffèrent il est vrai un peu. Elles existent en nombre très variable, mais elles sont presque toujours rares.

Voici maintenant nos résultats chez le Rat blanc. Dans le sang du Rat adulte, nous avons trouvé une moyenne de 80 p. 100 lymphocytes, 18,5 p. 100 polynucléaires et 1 p. 100 éosinophiles[3]. Les polynucléaires, dont le noyau, chez cet animal, est très souvent annulaire, contiennent des granulations extrêmement fines, qui rappellent celles du Cobaye et du Lapin, mais qui sont plus fines et qu'on colore plus difficilement.

Nous avons eu à notre disposition 12 embryons, de 10 millimètres à 37 millimètres. Cette dernière dimension correspond à l'embryon à terme[4].

1. Ehrlich und Lazarus, Die Anaemie, I. Abth. *Normale und path. Histologie des Blutes*, Wien, 1898, p. 56.

2. **Kurloff** donne : 40-50 p. 100 polynucléaires à granulations acidophiles, 1 p. 100 ésinophiles, 30-35 p. 100 lymphocytes typiques, et 15-20 p. 100 de cellules vacuolées; c'est sur ce dernier chiffre que porte la seule différence avec nos résultats; nous avons trouvé une proportion moindre de cellules portant des vacuoles.

3. Ces chiffres sont à peu près les mêmes chez nos femelles pleines; nous trouvons cependant une moyenne un peu plus faible de lymphocytes (74 p. 100).

4. Les Rats nouveau-nés que nous avons examinés mesuraient 35 à 40 millimètres

Chez un embryon de 10 millimètres, le sang est entièrement formé par de gros globules rouges nucléés, dont un grand nombre sont en division indirecte; il existe des leucocytes à noyau arrondi dont les plus petits ressemblent aux lymphocytes et dont les plus gros contiennent des fragments de globules rouges.

Chez trois embryons de 20 millimètres, les globules rouges sans noyau sont apparus ; mais les gros globules rouges nucléés (métrocytes II) et les normoblastes sont aussi très nombreux. Le sang contient quelques rares lymphocytes. Il faut examiner une préparation entière pour en trouver quelques-uns, et on n'en rencontre pas dans toutes.

Chez quatre embryons de 28 à 30 millimètres, les grosses hématies primitives ont disparu; les petits globules rouges nucléés (normoblastes) sont encore très nombreux : à un grossissement de 250 diamètres, on en compte 12 à 15 par champ microscopique. Les leucocytes sont encore extrêmement rares; on ne voit que quelques lymphocytes; nous avons trouvé cependant, dans un embryon de 30 millimètres, quelques polynucléaires. Cette variété de leucocytes apparaît nettement dans le sang des embryons de 35, 36 et 37 millimètres. Chez ces derniers, on trouve 4 à 6 polynucléaires par préparation, mais les lymphocytes dominent encore. D'une manière générale, les leucocytes sont plus abondants que dans les stades jeunes; on en rencontre une vingtaine dans une préparation. Les normoblastes sont encore nombreux [1].

Chez le Rat nouveau-né, l'aspect du sang est complètement changé. Les leucocytes sont beaucoup plus nombreux et, contrairement à ce qu'on voit chez l'adulte, ce sont le plus souvent les polynucléaires qui dominent. Le sang des jeunes Rats à la naissance contient une proportion de polynucléaires sensiblement plus élevée que celui de l'adulte (moyenne : 65,8 p. 100); cette proportion diminue, dans les jours qui suivent la naissance; le nombre des lymphocytes commence à dépasser celui des poly-nucléaires au bout de 8 jours, et l'équilibre normal est atteint ordinairement avant un mois.

de l'éminence occipitale à la racine de la queue, et en moyenne 38 millimètres.

1. 5 à 7 par champ microscopique à un grossissement de 250 diamètres.

Les résultats obtenus chez le Rat sont donc, dans leurs grandes lignes, comparables à ceux que nous avons obtenus chez le Cobaye : apparition tardive des leucocytes; apparition des lymphocytes avant les leucocytes à noyau polymorphe; apparition très tardive de ces derniers; enfin, l'extrême rareté des leucocytes et leur augmentation au moment de la naissance.

Nous avons pu confirmer encore ces résultats chez la Souris blanche. Nous n'avons pu examiner chez cet animal que des embryons de 6, 7, 8, 9 et 15 millimètres. Les embryons plus rapprochés du terme nous ont manqué.

Chez les embryons de 6, 7 et 8 millimètres, le sang est entièrement formé par de gros globules rouges nucléés correspondant aux métrocytes I d'Engel, et dont un nombre considérable sont en mitose. On trouve dans les préparations quelques lymphocytes, très rares, et quelques grandes cellules, à noyau volumineux, pauvre en chromatine, à protoplasma prenant les couleurs basiques, et qui ressemblent à des myélocytes. Dans le sang des embryons de 9 millimètres, le plus grand nombre des globules rouges ont un noyau plus petit et se rapprochent de la description des métrocytes II d'Engel; on observe quelques gros globules rouges sans noyau (macrocytes). Les mitoses sont moins nombreuses. Chez les embryons de 15 millimètres, les globules rouges sans noyau sont apparus, on en compte environ 100 pour 10 globules rouges nucléés; ces derniers répondent aux métrocytes II et aux normoblastes; on ne trouve plus de karyokinèse. Le sang des embryons de 9 et 15 millimètres ne contient que de très rares lymphocytes. Nous avons examiné le sang de deux Souris nouveau-nées; ce sang contenait des leucocytes en petit nombre avec majorité de polynucléaires (environ 66 p. 100) comme chez les Rats nouveau-nés. Ces Souris nouveau-nées mesurant 23 et 25 millimètres, c'est donc entre le stade de 15 millimètres et le stade de 23 millimètres environ qu'apparaissent les premiers leucocytes polynucléaires.

Le sang des quatre Souris pleines qui nous ont procuré ces embryons contenait en moyenne 76 p. 100 de lymphocytes. Comme chez le Rat, le nouveau-né présente majorité de polynucléaires, et l'adulte, au contraire, majorité de lymphocytes.

En dehors de nos femelles pleines, nous avons examiné deux Souris adultes, un mâle et une femelle non pleine; nous avons obtenu chez le premier 92 p. 100 de lymphocytes et chez la seconde 83 p. 100. Comme chez le Rat, nos femelles pleines ont donc un peu plus de polynucléaires et un peu moins de lymphocytes que l'adulte normal.

Nous devons maintenant, pour compléter ces résultats, donner les renseignements que nous avons trouvés sur le sujet dans les travaux antérieurs :

On sait aujourd'hui que, chez les Vertébrés, les premières cellules sanguines sont constituées par des globules rouges, et que pendant les premières phases de la circulation vitelline, le sang ne charrie que des hématies, les leucocytes n'apparaissant que plus tard [1].

Cette notion a été confirmée par les recherches les plus récentes, de **Mosso** [2] chez les embryons de Sélaciens, de **Ziegler** [3] chez les Poissons osseux, de **Van der Stricht** [4] chez le Poulet et le Lapin, de **Brachet** [5] chez les Urodèles, de **Swaen** et **Brachet** [6] chez les Téléostéens. **Pouchet** [7], chez l'embryon de Lapin de 18 à 20 mm., indique l'absence de leucocytes semblables à ceux de l'adulte.

Hayem [8] a constaté le même fait chez les têtards de Grenouille.

1. Koelliker, *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*. 6e Auflage, Bd. III, 1902, p. 753. Il ne s'agit pas ici naturellement des cellules incolores mères des premiers globules rouges, mais des leucocytes véritables dans le sang de la circulation. Nous tenons à laisser de côté la question des érythroblastes.

2. Mosso. Le sang des Poissons dans l'état embryonnaire et l'absence de leucocytes. *Archives italiennes de Biologie*. 1888, t. X, p. 48.

3. H. E. Ziegler. Die Entstehung des Blutes der Wirbelthiere. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B.*, Bd. IV, 1889, p. 171.

4. O. Van der Stricht, Nouvelles recherches sur la genèse des globules rouges et des globules blancs du sang. *Archives de Biologie*, t. XII, 1892, p. 18 et 22. — Id., De la première origine du sang et de ses capillaires sanguins dans l'aire vasculaire du Lapin. *Société de Biologie*, 16 mars 1895, p. 181.

5. A. Brachet. Recherches sur le développement du cœur, des premiers vaisseaux et du sang chez les Amphibiens urodèles (Triton alpestris). *Archives d'anatomie microscopique*, t. II, 1898, p. 251.

6. A. Swaen et Brachet. Études sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les Poissons téléostéens. *Archives de Biologie*. XVI, 1900, p. 173, et XVIII, 1902, p. 73.

7. G. Pouchet, Note sur l'aire vasculaire des Rongeurs. *Société de Biologie*. 20 juillet 1878, p. 245.

8. G. Hayem, *Du sang et de ses altérations anatomiques*, Paris, 1889, p. 543 et 545.

Chez des embryons de Lapin de 20 et 21 millimètres, il signale la rareté des leucocytes. **Engel**[1], étudiant le sang de l'embryon du Poulet aux différents stades de l'incubation, trouve, au troisième jour, des cellules ayant l'aspect de lymphocytes, et, à partir du cinquième jour, des leucocytes éosinophiles. Le même auteur a donné des renseignements plus complets sur les leucocytes du sang chez des embryons de Souris et surtout chez des embryons humains[2]; il a aussi étudié des embryons de Porc[3].

Dans le sang d'embryon de Souris de 5 millimètres, il n'existe ni globules rouges sans noyau, ni aucune cellule comparable aux leucocytes; c'est seulement sur des embryons plus âgés qu'apparaissent quelques leucocytes, qui ont les caractères des lymphocytes[4].

Engel a examiné des embryons de Porc de 1, 2, 2 1/2, 3, 3 1/2, 5, 6 et 8 centimètres. Le sang des premiers ne contient que de gros globules rouges nucléés. Les globules rouges sans noyau commencent à apparaître chez un embryon de 3 centimètres. A ce stade, comme aux stades de 5 et 6 centimètres, l'auteur n'a pas trouvé de leucocytes bien caractérisés; il n'y a certainement pas de leucocytes polynucléaires ou granuleux, il n'existe pas non plus de lymphocytes qu'on puisse différencier sûrement de noyaux d'hématies nucléées altérées. C'est seulement dans un embryon de 8 centimètres qu'il observe des leucocytes caractéristiques, mais en très petit nombre; ce sont des cellules semblables aux lymphocytes; pour les autres variétés de leucocytes, il n'a vu que quelques très rares cellules éosinophiles polynucléaires.

Engel a étudié également des embryons humains de 6, 8, 12, 16, 19, 23 et 27 centimètres. Chez les embryons de 6 et 8 centi-

Dans le sang du cœur de 3 embryons de Lapin de 17 millimètres, nous n'avons trouvé aucun leucocyte bien caractérisé.

1. C. S. Engel, Die Blutkörperchen im bebrüteten Hühnerei. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. XLIV, 1895, p. 237.

2. C. S. Engel, Weiterer Beitrag zur Entwickelung der Blutkörperchen beim menschlichen Embryo. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LIII, 1898, p. 322.

3. C. S. Engel, Die Blutkörperchen des Schweins in der ersten Hälfte des embryonalen Lebens. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LIV, 1899, p. 24.

4. L'auteur n'indique pas la dimension de ces embryons de Souris, chez lesquels les leucocytes apparaissent. Il semble, d'après sa description, qu'il s'agisse d'embryons de 12 jours.

mètres (3e mois), le sang contient déjà beaucoup de globules rouges sans noyau (4 métrocytes pour 100 globules rouges sans noyau); les leucocytes y existent, mais peu nombreux; ce sont surtout des lymphocytes. Les polynucléaires sont en nombre extrêmement minime; on trouve quelques mononucléaires granuleux (myélocytes), mais exceptionnels. Engel n'a pas observé de leucocytes éosinophiles.

Chez les embryons de 12, 16, 19 centimètres (4e mois), les leucocytes sont encore rares, mais augmentent de nombre. Ce sont encore les lymphocytes qui dominent. Chez l'embryon de 23 centimètres (5e mois) examiné pendant que le cœur battait encore, le sang contient des leucocytes éosinophiles et des polynucléaires peu nombreux. Les lymphocytes dominent toujours et sont dans la proportion de 5 à 1 par rapport aux autres variétés de leucocytes. Il existe encore quelques mononucléaires granuleux (myélocytes à granulations neutrophiles d'Ehrlich).

A partir du cinquième mois, d'après les observations de Engel, les globules blancs augmentent dans le sang, la proportion des polynucléaires augmente aussi. Les éosinophiles sont rares. Les myélocytes disparaissent progressivement jusqu'à la naissance, de telle sorte que, chez les nouveaux-nés, on n'en trouve plus. Engel admet que, à la fin du sixième mois, il y a environ 1 polynucléaire pour 5 lymphocytes, et chez les nouveaux-nés, 1 polynucléaire pour 2 à 3 lymphocytes. Cependant, dans son embryon de 27 centimètres, il a trouvé 4 polynucléaires neutrophiles pour 5 lymphocytes[1].

1. Nous n'avons pas eu à notre disposition le matériel nécessaire pour faire des recherches chez l'embryon humain. M. Malassez a bien voulu nous confier des préparations du sang de l'artère radiale d'un fœtus de 4 mois et demi faites lorsque le cœur battait encore. Nous ne connaissons pas les dimensions de ce fœtus. Les numérations, faites par M. Malassez, donnent 1 090 000 globules rouges et 5 000 globules blancs par millimètre cube. Nous trouvons, sur les préparations fixées, environ 55 p. 100 lymphocytes, 10 p. 100 mononucléaires ou lymphocytes, 33 p. 100 polynucléaires et quelques rares cellules (2 p. 100 environ) ressemblant à des myélocytes. Il existe environ 250 globules rouges nucléés (normoblastes) pour 100 leucocytes; on trouve dans la préparation de nombreux groupes de cellules assemblées, cellules épithéliales ou endothéliales, certainement étrangères au sang de la circulation. Pour les embryons et fœtus humains, il faut naturellement tenir compte du fait que, le plus souvent, il s'agit d'organismes plus ou moins atteints par des influences pathologiques. Les résultats ne peuvent être aussi sûrement exempts d'erreurs que ceux que nous avons obtenus avec le Cobaye et le Rat.

Enfin, **Tschistowitsch** et **Piwowarow**[1] ont donné quelques renseignements sur les leucocytes de l'embryon de Lapin. Ils ont examiné le sang de douze embryons, de 4 cm., 5 à 11 cm., 5; presque tous sont des embryons volumineux, de 10 à 11 centimètres, proches du terme, par conséquent. Chez tous, le nombre absolu des leucocytes est remarquablement petit (202 à 1 645 par millimètre cube avec moyenne de 988). La proportion des polynucléaires est de 41,3 à 62,7 p. 100, avec moyenne de 53,5 p. 100. Chez les Lapins nouveau-nés, dont le sang contient encore beaucoup de globules rouges nucléés, le nombre des leucocytes s'accroît rapidement. Chez 7 Lapins nouveau-nés examinés du premier au troisième jour, les auteurs trouvent des chiffres variant de 1 340 à 3 399 avec moyenne de 2 308 leucocytes par millimètre cube. La proportion des polynucléaires est plus considérable chez le Lapin nouveau-né que chez le fœtus. Ainsi, chez le fœtus de 10 à 11 centimètres, la moyenne est de 53,5 p. 100 polynucléaires et chez les nouveaux-nés 51 à 70,9 avec moyenne de 63,8 p. 100. Les auteurs ne donnent pas de chiffres pour le Lapin adulte. D'après notre expérience personnelle, la moyenne est chez cet animal (observation de 12 individus) de 41,7 p. 100 polynucléaires avec des variations de 32 à 61,5. Il s'ensuit que, chez le Lapin nouveau-né, la proportion des polynucléaires est plus forte que chez l'adulte, comme nous l'avons observé chez le Rat, d'une façon constante. Chez l'Homme, on sait que les jeunes enfants et les nouveaux-nés ont au contraire moins de polynucléaires que l'adulte. L'un de nous[2], chez des nouveaux-nés de 1 à 10 jours, a trouvé la moyenne de 40,7 p. 100 polynucléaires. Depuis, **Max Carstanjen**[3], par des numérations nombreuses faites sur des enfants du premier au douzième jour, a montré que, pendant les vingt-quatre premières heures qui suivent la naissance, le nombre des poly-

1. N. Tschistowitsch und W. Piwowarow, Die Morphologie des Kaninchenblutes im Fötalzustande und in den ersten Lebenstagen. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LVII, 1901, p. 335.

2. J. Jolly, Sur la proportion des différentes variétés de globules blancs dans le sang normal de l'Homme. *Société de Biologie*, 23 octobre 1897, p. 919.

3. Max Carstanjen, Wie verhalten sich die procentischen Verhältnisse der verschiedenen Formen der weissen Blutkörperchen beim Menschen unter normalen Umständen. *Jahrbuch f. Kinderheilkunde*, Bd. LII, 1900, p. 215.

nucléaires est élevé comme chez l'adulte. La moyenne de ses examens donne : au premier jour, 73,45; au troisième jour, 66,18; au sixième jour, 41,81; au douzième jour, 36,69. Ce n'est donc que vers le sixième jour que le sang du nouveau-né a pris son équilibre normal avec un chiffre de polynucléaires voisin de 40 p. 100[1]. Cette poussée de polynucléaires qui se voit à la naissance est donc analogue à celle qu'on observe chez le Rat, la Souris et le Lapin.

Ainsi, chez les embryons des Mammifères, le sang de la circulation générale ne contient, pendant les premières phases du développement, que des hématies; les leucocytes véritables[2] ne se voient que tardivement. De plus, les différentes formes de leucocytes apparaissent successivement à des périodes qu'on peut assez bien déterminer[1]. Les premiers leucocytes sont des cel-

1. Ces résultats concordent avec les chiffres trouvés par l'un de nous chez des nouveaux-nés, chiffres dont la moyenne d'ensemble a été seule publiée. Nous avons, au 1[er] jour, 64 p. 100: au 6[e], 31,5; au 8[e], 37: au 10[e], 37,5.

2. Nous répétons que nous ne nous occupons pas ici de la question des érythroblastes, des cellules incolores aptes à se transformer en hématies. Le sang de nos plus jeunes embryons contient de pareilles cellules qui ont l'aspect d'hématies volumineuses, à gros noyau, et dont le protoplasme, basophile, contient peu ou pas d'hémoglobine.

3. On peut penser que ces faits sont en rapport avec l'évolution progressive des organes hématopoiétiques, qui, on le sait, se succèdent et se remplacent au cours du développement. Il est intéressant de remarquer que les leucocytes à noyau polymorphe n'apparaissent dans le sang de ces animaux que lorsque la moelle osseuse est formée. C'est ce qui semble ressortir aussi des examens d'Engel chez l'embryon humain.

Chez le Cobaye, dans les os longs nous n'avons trouvé de moelle rouge formée qu'à partir du stade de 52 millimètres. Chez l'embryon de 52 millimètres la moelle exprimée des os longs, examinée sur lames, fixée par les mélanges chromo-osmiques et colorée par les réactifs usuels, est formée par des globules rouges sans noyau, des globules rouges nucléés dont beaucoup sont en karyokinèse, et enfin par des globules blancs. Ces derniers sont presque tous des cellules à noyau arrondi, vésiculeux, remplissant presque toute la cellule, présentant souvent un nucléole vrai, colorable par les couleurs acides et dont le protoplasme sans granulations, homogène, prend plus ou moins les couleurs basiques, mais moins énergiquement que la chromatine. Ces cellules correspondent aux myélocytes à protoplasme homogène ou basophile de l'adulte, et surtout aux petits myélocytes. Un certain nombre sont en mitose; certains ont une taille plus petite qui les rapproche des lymphocytes. On observe aussi des cellules géantes, parmi lesquelles nous avons déjà vu à ce stade une mitose pluripolaire. Nous n'avons trouvé aucun leucocyte à noyau polymorphe: il n'existe, comme leucocytes granuleux, que quelques très rares myélocytes à granulations acidophiles.

Chez un embryon de 68 millimètres, la plupart des cellules de la moelle des diaphyses sont des myélocytes à protoplasme homogène; il existe des lymphocytes et des cellules géantes. Les leucocytes à noyau polymorphe sont exceptionnels. Mais on trouve déjà un grand nombre de myélocytes à granulations acidophiles dont beaucoup sont en mitose. Chez un embryon de 72 millimètres,

lules analogues aux lymphocytes; les leucocytes à noyau polymorphe et les cellules éosinophiles ne s'observent que beaucoup plus tard, et, chez le Cobaye et le Rat, seulement chez des fœtus proches du terme de la parturition[1].

Il faut encore retenir cette rareté des leucocytes, si frappante surtout chez le Cobaye, pendant une longue période de la vie embryonnaire, et à un moment où le jeune animal est déjà absolument formé et revêtu de ses poils. Si on songe aux idées qui règnent aujourd'hui sur les fonctions des leucocytes, auxquels on tend généralement à attribuer un rôle important, direct ou indirect dans l'immunité, dans la nutrition générale, dans la sécrétion de certaines diastases, substances favorisantes ou empêchantes, etc., on pourrait supposer que le fœtus, recevant de sa mère un sang oxygéné, et ainsi tout préparé, reçoit aussi d'elle ces mêmes substances, qui passeraient à travers le placenta, et suppléeraient au petit nombre des leucocytes[2]. Chez le Cobaye et chez le Rat, il existe enfin une différence considérable entre le fœtus à terme et l'animal nouveau-né, au point de vue du nombre des leucocytes du sang. Quelques faits nous portent à penser que cette augmentation du nombre des leucocytes dans le sang commence aussitôt la naissance et qu'elle est liée à l'établissement d'une circulation nouvelle. C'est là une question importante, qui demande à être résolue par quelques expériences[3].

les résultats sont les mêmes, mais les leucocytes polynucléaires, quoique encore rares, sont plus nombreux que dans le stade précédent. Enfin, chez un embryon de 102 millimètres, les leucocytes à noyau polymorphe sont en nombre très considérable dans la moelle, qui a absolument les caractères histologiques de la moelle rouge de l'adulte. Il semble donc exister, chez le Cobaye, une relation entre l'époque d'apparition des leucocytes à noyau polymorphe dans la moelle et leur apparition dans le sang.

1. Des différences existent entre les espèces déjà étudiées; elles dépendent probablement de la manière dont se fait le développement général de l'embryon, de l'époque d'apparition des organes hématopoiétiques, et de la durée plus ou moins longue de la parturition.

2. Nous avons donné cette hypothèse dans notre communication sur ce sujet au Congrès de Buenos-Ayres (9 avril 1904). Nous ne connaissions pas, à ce moment, le travail de **Tschistowitsch** et **Piwowarow**, datant de 1901, et cité plus haut. Ces auteurs, constatant la rareté des leucocytes dans le sang d'embryons de Lapin de 4 cm. 1/2 à 11 centimètres, ont déjà émis exactement la même hypothèse.

3. **J. Cohnstein** et **N. Zuntz** ont déjà signalé que le sang des fœtus de Lapin à terme qui ont respiré contient plus de globules rouges que celui des fœtus qui n'ont pas respiré (Untersuchungen über das Blut, den Kreislauf und die Athmung beim Säugethier-Fötus. *Archiv f. die gesammte Physiologie*, Bd. XXXIV, 1884, p. 173).

SUR LA NOTATION DES OBJECTIFS MICROSCOPIQUES

Par L. MALASSEZ.

(*Travail du Laboratoire d'histologie du Collège de France.*)

Introduction.

Les diverses notations qui sont actuellement employées pour désigner les objectifs microscopiques sont toutes plus ou moins défectueuses. Ainsi, l'une des plus répandues, celle par chiffres, nous montre bien que les objectifs sont plus ou moins grossissants, les chiffres étant d'autant plus élevés que les objectifs sont plus forts; mais cette désignation n'a aucune signification précise : le chiffre 4, par exemple, n'indique nullement un objectif grossissant quatre fois; il n'indique même pas un objectif grossissant deux fois plus que le n° 2 et deux fois moins que le n° 8. De plus, et c'est plus grave, les chiffres d'un constructeur ne correspondent pas à ceux des autres, comme on peut le voir sur le tableau de la page 341; en sorte que des objectifs de même force se trouvent avoir des désignations différentes et des objectifs de force différente des désignations semblables. C'est l'arbitraire dans l'imprécision.

Il en est de même de la notation par lettres, qui est également assez employée; elle serait plutôt moins mauvaise, en ce sens qu'elle n'a aucune apparence d'exactitude.

La notation par la distance focale a, par contre, le grand avantage d'être très précise; mais l'inconvénient, cette distance étant l'inverse de la puissance, de désigner les objectifs par des chiffres qui sont d'autant plus faibles que les objectifs sont plus forts. Ainsi : l'objectif n° 0 de l'ancienne série Verick, dont la puissance est de 3,7, serait désigné par le chiffre 27,8; tandis que l'objectif n° 8 de cette même série, dont la puissance est

de 44,4, le serait par le chiffre 2,2. Il y a là un véritable contre-sens qui choque la raison et n'est pas sans jeter quelque trouble dans l'esprit. C'est vraisemblablement pour cela que, malgré sa précision, cette notation est beaucoup moins employée que les précédentes; à l'exactitude on a préféré la logique, le bon sens. Elle est presque uniquement réservée aux objectifs forts; peut-être parce qu'avec eux l'inconvénient semble moins frappant, en raison de la petitesse des différences absolues qui existent entre leurs distances focales. Ainsi les objectifs Verick 7 et 8 dont les puissances sont de 36,3 et de 44,4 ont des distances focales de 2,7 et de 2,2. Les différences proportionnelles n'en sont pas moins aussi grandes, au fond l'inconvénient reste le même.

On éviterait évidemment les inconvénients que je viens de dire en désignant les objectifs, non plus par leur distance focale, mais par son inverse, par leur puissance; et l'on aurait ainsi une notation qui serait certainement de beaucoup supérieure à toutes celles existantes. Je ne crois pas cependant qu'il y ait lieu de s'en contenter, attendu qu'elle serait incomplète, insuffisante comme celle par la distance focale, elle ne permettrait pas à elle seule de savoir exactement ce que les objectifs sont capables de produire en fait de grossissement, elle ne donnerait donc pas une juste idée de leur pouvoir grossissant. Nous en aurons la preuve plus loin.

Ce qu'il faudrait, c'est d'abord qu'il n'y eût qu'une seule notation; c'est ensuite que cette notation représentât le pouvoir grossissant des objectifs, puisque leur fonction est de grossir; qu'elle le fît dans son vrai sens, comme les notations actuelles par lettres ou par chiffres; qu'elle fût exacte, comme celle par la distance focale; et qu'enfin elle fût complète, qualité que n'ont aucune de celles actuellement existantes. Il serait désirable aussi que cette notation pût être établie, vérifiée tout au moins, par tout observateur au microscope, aussi bien que par les constructeurs et les physiciens; donc, sans l'emploi de formules compliquées, d'instruments spéciaux, rien que par les propres moyens du microscope, à l'aide des procédés et appareils employés couramment en micrographie.

J'ai cherché à résoudre ce problème, et, après quelques essais

divers, il m'a semblé qu'on y pourrait arriver en procédant expérimentalement, de la façon suivante :

On sait que les objectifs microscopiques sont construits de façon à donner leurs meilleurs effets optiques, leurs meilleures images, à de certaines distances déterminées. Ils peuvent cependant en donner d'autres à des distances plus ou moins grandes, elles sont alors plus ou moins grossies, mais encore suffisamment nettes pour pouvoir être mesurées très exactement. Il est donc possible d'évaluer un assez grand nombre des grossissements différents que chaque objectif est capable de produire à des distances différentes; et, si l'on fait ainsi pour des objectifs de forces diverses, on obtient autant de séries de grossissements et de distances. Ces séries sont naturellement très différentes les unes des autres, et leurs différences résultent évidemment de celles que présentent les objectifs dans leur façon de grossir, dans leur pouvoir grossissant. Il y avait donc lieu de penser que si l'on arrivait à déterminer, à mesurer ces différences, on aurait dans ces mesures les éléments de la notation désirée. C'est en effet ce que j'ai pu obtenir.

J'ai déjà indiqué l'ensemble des recherches que j'ai faites à ce sujet, mais de façon très brève et forcément assez incomplète [1]; aussi, j'ai cru bon de reprendre cet exposé avec tous les détails nécessaires, afin que chacun puisse juger en toute connaissance de cause la nouvelle notation à laquelle je suis arrivé et soit à même de l'appliquer d'emblée, avec toute la précision voulue.

Je commencerai par indiquer les procédés et appareils qui m'ont paru les meilleurs pour évaluer les grossissements produits par les objectifs et les distances prises à partir de l'objectif auxquelles ont lieu les grossissements. Ces évaluations formant la base de la nouvelle notation, il importe, on le conçoit, qu'elles soient exécutées avec toute la précision possible, si l'on veut obtenir une notation bien exacte, dont on puisse tirer tout le parti que je dirai (p. 274, 285).

Ceci fait, j'étudierai les séries de grossissements et de dis-

1. Société de Biologie, Séances des 8 et 15 juillet, 10 décembre 1904; *Comptes rendus*, 1904, 2e volume, pages 2, 138, 545.

tances obtenus par ces procédés et appareils avec un certain nombre d'objectifs de forces diverses, et l'on verra que les différences, qui existent entre ces séries, portent uniquement sur deux points : premièrement et pour la plus grande part, sur le degré d'écartement par rapport à l'axe principal de ce que les physiciens appellent la caractéristique; deuxièmement et pour une part moindre, sur le siège du foyer postérieur de l'objectif (p. 299).

Je montrerai alors que le degré d'écartement de la caractéristique peut être évalué avec avantage par le grossissement produit à l'unité de distance du foyer postérieur, et j'indiquerai le moyen de mesurer ce grossissement. Je ferai voir les rapports intimes qu'il présente avec la puissance, la distance focale et le nombre de dioptries; et cela nous donnera d'autres moyens d'évaluer ce grossissement (p. 301).

Je montrerai ensuite que le siège du foyer postérieur peut être donné par la distance qui existe entre ce foyer et la face postérieure de l'objectif; j'indiquerai le moyen d'évaluer cette distance et ferai voir tous les avantages qu'il y a à joindre cette notion à la précédente (p. 324).

Avant de conclure, je parlerai d'une autre notation voisine, à laquelle on pourrait encore penser, qui semble plus avantageuse au premier abord, mais qui en réalité l'est moins (p. 337).

Enfin, après avoir donné un tableau montrant comment seraient désignés quelques objectifs de divers constructeurs, si l'on adoptait la notation en question (p. 341), je terminerai par un résumé général (p. 346).

1° Évaluation des grossissements produits par les objectifs microscopiques.

Évaluation des grossissements par l'oculaire micrométrique seul. — Choix de l'objet. — Choix de l'oculaire : Oculaires de Huyghens et de Ramsden. Oculaire à échelle millimétrique, procédé par le tirage du tube. — Oculaire à vis, nouveau modèle.
Évaluation par l'oculaire micrométrique et le dessin à la chambre claire.

On sait que le grossissement peut être défini : le rapport qui existe entre les dimensions de l'image et celles de l'objet, ou encore, et cela revient au même, la grandeur de l'image de l'unité de longueur. Il s'ensuit que, pour évaluer le grossissement produit par un objectif microscopique à une distance donnée, il faut regarder au microscope avec cet objectif un objet de longueur connue; puis mesurer exactement l'image réelle qu'il en donne à cette distance ; et enfin diviser la longueur de l'image par celle de l'objet.

Choix de l'objet. — Comme objet de longueur connue, le mieux est de prendre un micromètre objectif, parce qu'avec lui on peut toujours obtenir des images occupant toute la partie utilisable du champ microscopique, et par conséquent, faire porter les mesures sur les plus grandes étendues possibles d'image, ce qui est une condition de plus grande exactitude. Il peut exister, en effet, comme nous le verrons plus loin, entre les divisions microscopiques, objectives et oculaires, des défauts de concordance qui, lorsqu'il s'agit de petites étendues, sont trop faibles pour être perceptibles; tandis que se trouvant multipliées sur de plus grandes étendues, ils deviennent alors appréciables, donc évitables.

Il ne faudrait pas, cependant, dans le but d'obtenir plus d'exactitude, vouloir utiliser toute l'étendue du champ microscopique; les images peuvent en effet être déformées dans les parties périphériques de ce champ et donner par conséquent des grossissements erronés. Je reviendrai également plus loin sur

ce sujet, et dirai comment on peut reconnaître la partie utilisable du champ microscopique.

Il est utile d'avoir au moins deux micromètres objectifs différents, ayant des divisions plus ou moins fines et plus ou moins rapprochées, suivant que l'on a à examiner des objectifs plus ou moins forts. Avec la plupart d'entre eux, on peut se servir du millimètre divisé en cent, comme le sont les micromètres objectifs ordinaires; mais avec les très faibles, il est nécessaire d'avoir recours au centimètre divisé en cent, comme le sont d'ordinaire les micromètres oculaires. Les micromètres photographiés m'ont paru plus commodes que les gravés; ils ont l'inconvénient d'avoir les bords moins nets, mais l'avantage d'être plus foncés et plus visibles.

Oculaires micrométriques de Huyghens et de Ramsden. — Pour mesurer l'image réelle produite par l'objectif, il faut évidemment employer un oculaire micrométrique ne modifiant pas cette image avant qu'elle soit mesurée. Si donc on n'a à sa disposition qu'un oculaire de Huyghens dont la lentille inférieure (lentille collectrice ou lentille de champ) a, entre autres effets, celui de diminuer très sensiblement l'image (un oculaire dont je me sers le plus souvent la rapetisse de 1,3 fois), il faut enlever cette lentille. Cet oculaire se trouve alors transformé en oculaire simple ou de Képler, lequel a l'inconvénient d'avoir un champ qui est beaucoup plus petit, et qui, de plus, n'est utilisable que dans une plus faible étendue. On pourrait, il est vrai, laisser en place la lentille de champ, évaluer le rapetissement qu'elle produit (en mesurant les images obtenues avec elle et sans elle), puis multiplier par ce rapetissement les résultats obtenus avec elle. Ce procédé m'a paru moins pratique et moins sûr.

Le mieux est d'avoir recours à un oculaire micrométrique du type Ramsden qui, lui, n'a pas de lentille collectrice, donne un champ plus grand et meilleur que celui du Huyghens transformé en Képler, et permet par conséquent de mesurer de plus grandes étendues d'image; ce qui, je l'ai déjà dit, est un élément de plus grande exactitude.

Oculaires micrométriques à échelle millimétrique. — Les oculaires micrométriques de Huyghens ou de Ramsden peuvent être soit à simple échelle millimétrique, soit à vis micrométrique. Supposons d'abord que nous devions nous servir d'un oculaire à simple échelle millimétrique, lequel est le modèle le plus répandu.

On commence, bien entendu, par mettre au point les divisions du micromètre oculaire, puis l'image réelle des divisions du micromètre objectif; ce qui doit être fait avec grand soin, afin que les divisions oculaires et objectives se trouvent exactement au même niveau et puissent être comparées sans risques d'erreurs.

On fait alors coïncider très exactement le zéro, ou l'une des divisions principales objectives, avec le zéro ou l'une des divisions principales oculaires. Il est utile pour cela, surtout avec les objectifs forts, de s'aider d'une platine ou d'une surplatine mobiles. Cela fait, on cherche s'il ne s'est pas produit, en un point plus ou moins éloigné, quelque autre coïncidence parfaite entre les divisions oculaires et objectives. On en trouve presque toujours au moins une et souvent plusieurs. On compte alors le nombre de divisions objectives et oculaires comprises entre cette autre concordance et celle du point de départ; et un calcul très simple donne le grossissement produit.

Soient n le nombre de divisions objectives correspondant à n' divisions oculaires, v la valeur de chaque division objective et v' celle de chaque division oculaire. La longueur objective est évidemment égale à nv, celle de l'image à $n'v'$; le grossissement g étant, je le répète, le rapport entre les dimensions de l'image et celles de l'objet, est donc donné par la formule :

$$g = \frac{n'v'}{nv}.$$

Si le micromètre objectif est un millimètre divisé en cent, chaque division vaut 10μ, et si le micromètre oculaire est un centimètre divisé en cent, chaque division vaut 100μ; la formule devient alors :

$$g = \frac{n'100}{n\,10} = \frac{n'10}{n}.$$

Que si les deux micromètres sont l'un et l'autre un centimètre divisé en cent, on a :

$$g = \frac{n'100}{n\,100} = \frac{n'}{n}.$$

Enfin, si le nombre des divisions objectives est de 1,10 ou 100 divisions, il n'y a plus de calcul à faire, il suffit d'un simple placement de virgule, on a, en effet :

Dans le premier cas : $g = n'10$
Dans le second cas : $g = n'$.

Mais, en procédant de cette façon très simple, on n'aurait pas toujours toute l'exactitude que l'on peut avoir, puisque les concordances ne comprendraient pas toujours les plus grandes étendues possibles d'image. Il est facile de s'en assurer quand il existe plusieurs points de concordance entre les divisions micrométriques objectives et oculaires.

Il suffit en effet de calculer le grossissement donné pour chacune de ces concordances, et de comparer entre eux les résultats obtenus. Il peut bien arriver que les résultats soient tous très exactement ou très sensiblement les mêmes, preuve que les concordances étaient parfaites. Mais il n'en est pas toujours ainsi, et souvent, très souvent, ils sont assez différents les uns des autres, preuve qu'il s'est produit des inexactitudes; il importe de s'en rendre compte.

Parmi ces différences, il en est qui sont dues à des défauts de construction du micromètre; on les reconnaît à ce qu'il suffit de changer la partie du micromètre dont on se sert, pour les voir se modifier ou disparaître.

Il en est d'autres qui ont ceci de particulier qu'elles sont très régulières, elles sont d'autant plus grandes qu'elles se rapportent à des concordances embrassant de plus grandes étendues d'image; et, par le procédé que je viens d'indiquer, l'on peut s'assurer qu'elles ne tiennent pas à une irrégularité régulière de construction du micromètre.

Certaines sont dues à ce que l'image est plus grossie dans les parties périphériques de champ (déformation en croissant); en sorte que, en mesurant de plus grandes étendues d'images, on se

trouve comprendre une plus grande proportion de parties plus grossies.

Mais il en est d'autres qui ne résultent évidemment pas de cette cause, attendu qu'on les constate avec des oculaires et sur des étendues ayant donné en d'autres mensurations les mêmes grossissements à chaque concordance. Ce sont là ces divergences dont j'ai déjà parlé plus haut, qui tiennent à ce que les concordances entre les divisions objectives et oculaires ne sont pas toujours aussi parfaites qu'elles le paraissent, à ce qu'il existe entre elles des différences qui sont assez petites pour ne pas être visibles quand elles embrassent de petites étendues d'image; mais qui, se trouvant multipliées sur de plus grandes, deviennent alors visibles et d'autant plus considérables que ces étendues sont plus grandes; d'où les grossissements de plus en plus forts obtenus.

Il importe donc, comme je le disais plus haut, de faire toujours porter les mensurations sur les plus grandes étendues possibles d'image, tout en évitant d'y comprendre les parties qui se trouvent à la périphérie du champ et peuvent donner des grossissements différents; on verra plus loin comment on peut reconnaître les parties utilisables.

Ce que je viens de dire montre bien qu'avec les oculaires à simple échelle millimétrique, et en procédant de cette façon, on n'obtient pas toujours toute l'exactitude possible; puisque les concordances qui se présentent n'embrassent souvent que des étendues d'images plus ou moins limitées, et non pas toute la partie utilisable du champ.

Cependant, quand on peut prendre le grossissement à la distance que l'on veut, au lieu que ce soit à une distance déterminée d'avance, il est possible avec ces oculaires de faire porter les mesures sur les étendues d'image que l'on veut et d'obtenir par conséquent le maximum d'exactitude. Il suffit pour cela d'appliquer un procédé que j'avais imaginé autrefois [1] pour des mensurations demandant beaucoup de précision.

1. *Archives de Physiologie*, 1874, p. 29.

Procédé par le tirage du tube. — Ce procédé consiste à tirer plus ou moins le tube rentrant du microscope (et pour cela il est utile qu'il soit muni d'une crémaillère), de façon à faire plus ou moins grandir l'image du micromètre objectif, et à obtenir ainsi, en tâtonnant quelque peu, des concordances embrassant l'étendue d'image que l'on veut. C'est comme l'inverse de ce que l'on fait avec les oculaires micrométriques à vis : avec ces derniers, l'image conserve ses dimensions, c'est l'appareil de mesure qui vient s'appliquer contre elle; avec le procédé par le tirage du tube, c'est au contraire l'image que l'on fait grandir ou diminuer et qui vient s'appliquer contre l'échelle de mesure, laquelle ne bouge pas.

Quand on emploie ce procédé, il est bon de faire en sorte qu'une des divisions de l'un des micromètres corresponde soit à une, soit à une et demie, deux, deux et demie, etc. divisions de l'autre micromètre; parce que l'on obtient ainsi un assez grand nombre de concordances entre les divisions objectives et les oculaires; et que ces multiples concordances, se contrôlant réciproquement, permettent de reconnaître et d'éviter plusieurs des causes d'erreurs que je signalais plus haut : irrégularités de construction des échelles, et parties du champ microscopique inutilisables.

Ce procédé a évidemment l'inconvénient de demander en général pas mal de tâtonnements et par conséquent pas mal de temps. Il a aussi celui de n'être applicable que dans les cas où l'on peut prendre le grossissement là où l'on veut. Mais en revanche, il a le grand avantage d'obtenir toute la précision voulue avec des oculaires micrométriques à simple échelle millimétrique, lesquels sont les plus répandus et les moins coûteux. On peut même, avec ce procédé, obtenir des résultats suffisamment exacts en se servant de simples oculaires de Huyghens transformés en Képler, par l'enlèvement de la lentille de champ. Au début de mes recherches, mes évaluations de grossissements n'étaient pas faites autrement, et j'ai pu reconnaître depuis qu'elles étaient déjà suffisamment exactes.

Oculaires micrométriques à vis. — Lorsque les grossissements doivent être pris à des distances de l'objectif déterminées

d'avance, il est nécessaire, pour obtenir le maximum d'exactitude, de se servir d'oculaires micrométriques à vis; parce qu'avec eux on peut toujours établir les concordances là où l'on veut, et par conséquent faire porter les mesures sur les plus grandes étendues possibles d'image. De plus, et quand bien même on pourrait prendre les grossissements aux distances que l'on veut, ils ont cet avantage qu'ils n'exigent pas de tâtonnements multiples comme le procédé par le tirage du tube rentrant, et donnent, par conséquent, la même exactitude plus rapidement et plus facilement.

Ils ont toutefois leurs causes spéciales d'erreurs. Je citerai tout d'abord les irrégularités de construction de la vis micrométrique, lesquelles sont plus difficiles à éviter que celles des échelles millimétriques. Je citerai aussi le dispositif et la façon d'opérer généralement employés. On le sait, ces oculaires présentent dans le champ microscopique un fil que l'on fait passer successivement, à l'aide de la vis micrométrique, d'une extrémité à l'autre de l'image, et l'on juge des dimensions de celle-ci par le chemin qu'il a fallu faire parcourir au fil, chemin qui est mesuré par la vis micrométrique.

Ce serait évidemment très exact si l'image restait complètement immobile pendant cette opération. Mais il n'en est pas toujours ainsi, il peut arriver et il arrive que, malgré toutes les précautions prises, et sans qu'on s'en aperçoive, il se produit de légers déplacements soit de l'oculaire, soit du tube du microscope; en sorte que l'image ne se trouve plus à la même place à la fin de l'opération qu'avant; et, dans ce cas, le chemin parcouru par le fil ne donne évidemment pas les dimensions exactes de l'image. Il est d'ailleurs facile de s'en assurer; on n'a qu'à faire marcher le fil en sens inverse, et l'on voit alors, qu'après le même chemin parcouru, il ne se trouve plus juste au niveau de l'extrémité de l'image dont il était parti.

Nouveau modèle d'oculaire microscopique à vis. — Je suis arrivé à éviter ces causes d'erreur en modifiant quelque peu un excellent modèle d'oculaire micrométrique à vis du type

Ramsden construit par la maison Zeiss[1]. Cet oculaire présente, en haut du champ microscopique, une petite échelle de quatre millimètres de long subdivisée en demi-millimètres ; elle sert à indiquer le nombre de tours faits par la vis micrométrique, celle-ci ayant un pas de un demi-millimètre ; cette disposition est très commode. Puis, au lieu du simple fil des modèles ordinaires, il y a un double trait que l'on cherche à placer à cheval sur la division objective visée, de façon que celle-ci se

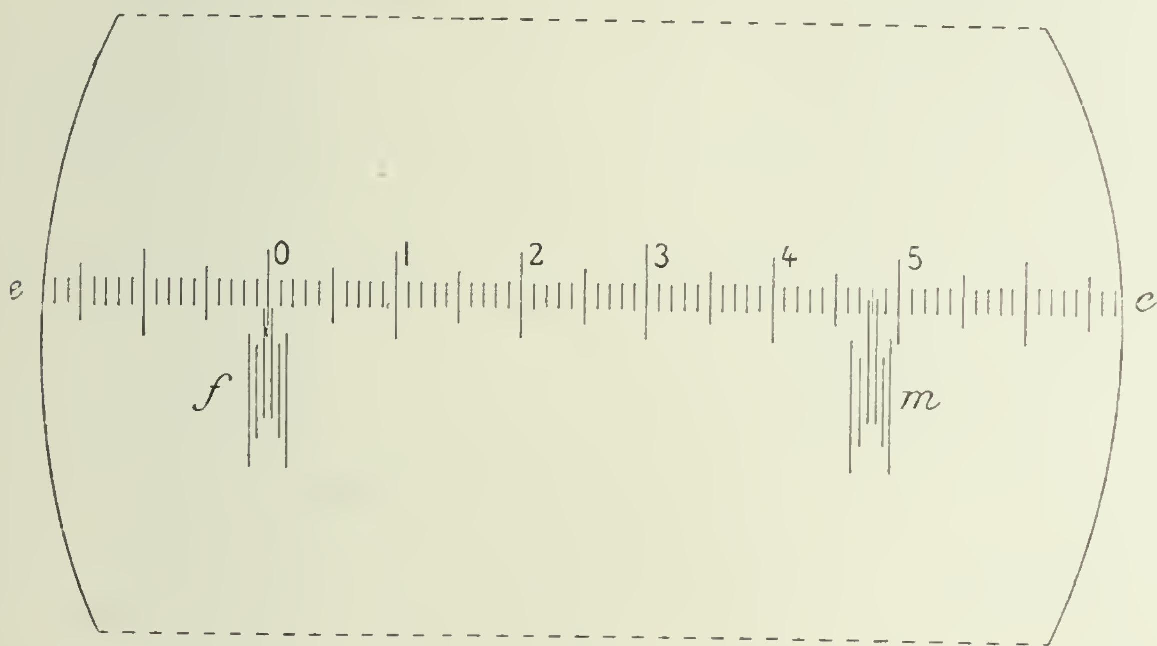


Fig. 1. — *Nouveau modèle d'oculaire micrométrique à vis.* — *ee*, échelle millimétrique ; *f*, index fixe correspondant au zéro de l'échelle millimétrique ; *m*, index mobile, se mouvant parallèlement au fixe. L'image à mesurer est placée entre les deux index, comme entre les branches d'un pied à coulisse ; elle aurait ici 4.8 millimètres de long.

trouve juste au milieu de l'intervalle compris entre les deux traits du double trait. Quand la division objective n'est ni trop fine ni trop épaisse, on arrive ainsi à beaucoup plus de précision que lorsqu'on doit faire coïncider cette division avec un simple fil.

Voici les modifications que j'ai fait apporter (voir figure 1). L'échelle a d'abord été transportée à peu près au milieu du champ, agrandie de chaque côté jusqu'à la périphérie du champ, puis subdivisée en dixièmes de millimètre à la façon des échelles des oculaires micrométriques ordinaires. Et, de fait, cet oculaire ainsi modifié pourrait servir d'oculaire à simple échelle millimétrique, il se trouve donc ainsi être à deux fins.

1. M. **Paul Culmann**, collaborateur scientifique de cette maison, m'a été en cela d'un grand secours, et je tiens à l'en remercier.

Mais le principal avantage de cette disposition est que le double trait ayant été prolongé jusqu'aux divisions millimétriques, de façon à empiéter quelque peu sur elles quand il passe à leur niveau, on peut constamment contrôler les données de la vis micrométrique par celles de l'échelle millimétrique. On sait en effet que ces dernières sont plus sûres, les échelles étant plus faciles à construire avec exactitude que les vis micrométriques. On peut de plus se rendre compte du temps perdu de la vis. Enfin cela facilite la lecture des déplacements produits.

Une autre modification, plus importante peut-être, a consisté à disposer au-dessous de la division 0 de l'échelle millimétrique et bien dans son axe, donc parallèlement à l'index mobile, un second index exactement semblable au premier, mais qui, au lieu d'être mobile, reste fixe comme l'échelle. Et cela étant, voici comment les mensurations se font : on commence par placer le micromètre objectif, de telle sorte que l'image de la division 0 se trouve correspondre exactement à l'index fixe et par conséquent à la division 0 du micromètre oculaire. Il est utile pour cela de s'aider d'une platine ou d'une surplatine mobiles, surtout quand on opère à de forts grossissements. On pousse ensuite l'index mobile contre la division objective formant l'autre extrémité de la longueur que l'on veut mesurer. Il est bien évident que s'il s'est fait le moindre déplacement d'image pendant cette opération, on s'en aperçoit de suite, parce que le zéro objectif ne se trouve plus correspondre exactement à l'index fixe et par conséquent au zéro oculaire. On n'a alors qu'à faire coïncider à nouveau les zéros objectif et oculaire, puis à pousser l'index mobile contre l'autre extrémité de la longueur objective. On arrive ainsi, après quelques tâtonnements, à faire que l'image de cette longueur soit très exactement comprise entre les deux index, le fixe et le mobile, comme entre les deux branches d'un « pied à coulisse »: on est alors bien sûr d'avoir les dimensions exactes de l'image à mesurer.

J'ai modifié également la disposition de l'index mobile, qui est, je le disais plus haut, constitué par un double trait que l'on met à cheval sur l'image de la division objective visée.

Lorsque cette image se trouve ne pas occuper tout à fait l'intervalle compris entre les deux traits de cet index, on est vraiment sûr de la mettre juste au milieu de cet intervalle; mais si l'image se trouve relativement très mince par rapport à l'intervalle, ce qui a lieu quand la division est en effet très mince et qu'elle est peu grossie, on n'est plus aussi sûr de l'avoir mis juste au milieu. Il en est de même lorsque la division est au contraire très large, le grossissement très fort, parce que son image se trouve alors déborder de chaque côté les deux traits de l'index.

Pour éviter ces incertitudes et ces possibilités d'erreur, j'ai fait faire un premier double trait à intervalle plus étroit que celui du modèle primitif; puis en dehors de lui un autre double trait, ayant même axe que le premier, mais limitant un espace plus considérable. Pour les distinguer facilement l'un de l'autre, l'extérieur descend plus bas que l'intérieur. Et alors, quand l'image de la division objective est très fine, on se guide sur le double trait intérieur; quand elle est plus large, sur l'extérieur. Enfin, ayant constaté que dans certains cas l'image de la division objective visée dépassait encore le double trait extérieur, j'ai fait faire un autre modèle ayant un troisième double trait extérieur aux deux précédents et les dépassant un peu par en bas (voir fig. 1, *m f*). Ce même dispositif a naturellement été adopté pour l'index fixe.

Je me suis fait faire enfin pour cet oculaire une lentille supérieure plus faible que celle fournie habituellement par la maison Zeiss, et que l'on peut mettre à la place de cette dernière. L'oculaire devient alors moins grossissant; ce qui est plus commode quand les objectifs sont très forts, parce que l'on obtient ainsi des images plus nettes, se détachant sur un fond moins sombre, et étant par suite plus faciles à mesurer.

On conçoit que, grâce à ces diverses modifications, on arrive à obtenir des résultats plus sûrement exacts : et la preuve, c'est que si l'on répète plusieurs fois de suite une même évaluation de grossissement, les résultats sont beaucoup plus concordants, on a reculé la limite des erreurs inévitables.

Évaluation des grossissements par le dessin à la chambre claire. — On peut encore évaluer les grossissements produits par les objectifs en dessinant à la chambre claire un certain nombre de divisions micrométriques objectives et oculaires, l'oculaire n'ayant toujours pas de lentille de champ. Ici, il importe peu que les divisions concordent ou non, il suffit qu'elles soient bien au point, et qu'on ait pris toutes les précautions voulues pour que leur dessin ne présente aucune déformation. J'ai indiqué autrefois les précautions qu'il fallait prendre pour cela[1].

Ce dessin étant fait, on évalue les grossissements que présentent les divisions oculaires et objectives ; c'est-à-dire les rapports qui existent entre les longueurs que chacune d'elles occupe sur le dessin et celles qu'elles ont en réalité. Ces grossissements sont différents pour les unes et pour les autres ; celui des divisions objectives est en effet produit par l'objectif, puis par l'oculaire, et il est ensuite augmenté ou diminué par le dessin, selon la distance à laquelle celui-ci a été pris ; tandis que le grossissement des divisions oculaires est produit seulement par l'oculaire et par le dessin, l'objectif n'y prend aucune part. Il en résulte que si l'on défalque le grossissement des divisions oculaires de celui des divisions objectives, c'est-à-dire si l'on divise le second par le premier, on obtient le grossissement produit par l'objectif seul.

Comme les dessins faits à la chambre claire sont très exacts quand on prend toutes les précautions voulues, et comme il est assez facile de mesurer ces dessins, de façon très précise, ce procédé est capable de donner lui aussi des résultats très précis. Il a seulement l'inconvénient d'exiger un assez grand nombre d'opérations diverses, beaucoup de précautions et par conséquent un assez long temps ; aussi je le crois moins pratique que celui par l'oculaire micrométrique seul.

Ces évaluations de grossissements pourraient encore être faites, non plus sur des dessins, mais sur des photographies de ces mêmes divisions micrométriques objectives et oculaires.

1. Voir *Archives de Physiologie*, 1878, p. 406-414.

Ayant voulu autrefois, dans un tout autre but, mesurer des photographies de divisions micrométriques objectives, j'ai pu constater que l'on était très gêné par l'épaisseur des lignes représentant les divisions micrométriques et par le manque de netteté de leurs bords, dès que les grossissements étaient un peu forts; et j'avais renoncé à ce procédé. On aurait évidemment le même inconvénient dans le cas actuel; aussi je me figure que ce procédé ne serait pas suffisamment précis, avec de forts grossissements tout au moins.

En résumé, pour évaluer les grossissements produits par les objectifs microscopiques, le mieux est de se servir d'un oculaire micrométrique Ramsden à vis, et surtout d'un modèle semblable à celui que j'ai fait construire; que, si l'on n'a à sa disposition qu'un oculaire à simple échelle millimétrique, on emploiera de préférence le procédé par le tirage du tube que je rappelais plus haut (p. 279).

2° Évaluation des distances auxquelles les grossissements sont pris.

Distances à mesurer. — Règle millimétrique à curseur.

Distances à mesurer. — On le sait, les grossissements produits par les objectifs sont plus ou moins considérables suivant que l'objet est plus ou moins rapproché d'eux, et que, par suite, l'image réelle s'en trouve plus ou moins éloignée. On pourrait donc les rapporter soit à la distance comprise entre l'objet et l'objectif, soit à celle comprise entre l'objectif et l'image réelle. Mais la première de ces distances, arrivant à être extrêmement petite dès que les objectifs sont un peu forts, serait alors presque impossible à mesurer avec toute l'exactitude nécessaire, la moindre différence de distance correspondant à des différences considérables dans les grossissements. Tandis que la distance comprise entre l'objectif et l'image réelle, étant toujours relativement grande, quel que soit l'objectif employé, peut être mesurée avec toute la prévision voulue. C'est donc à elle que le grossissement doit être rapporté.

On sait d'autre part que l'image réelle produite par l'objectif se trouve correspondre exactement au micromètre oculaire, lorsque l'image réelle et le micromètre oculaire ont été bien mis au point. Il s'ensuit que, pour savoir la distance comprise entre l'objectif et l'image réelle, on n'a, la mise au point étant bien faite, qu'à mesurer celle qui existe entre l'objectif et le micromètre oculaire.

Pour mesurer cette distance, le plus commode, à mon avis, est d'évaluer d'abord celle qui existe entre la face supérieure de l'objectif et le bord supérieur du tube du microscope, puis celle comprise entre le micromètre et le rebord de l'oculaire qui repose sur le bord supérieur du tube du microscope, lorsque l'oculaire est mis en place. Ces deux évaluations étant faites, si le micromètre se trouve au-dessus du haut du tube du microscope, ce qui a lieu avec les oculaires micrométriques à vis, on ajoute cette seconde distance à la première; on l'en retranche, au contraire, si le micromètre se trouve au-dessous du haut du tube, ce qui a lieu avec les oculaires micrométriques à simple échelle millimétrique.

Pour évaluer la distance comprise entre l'objectif et le haut du tube du microscope, on pourrait utiliser la graduation millimétrique que porte le tube de tirage de quelques modèles de microscope, à condition toutefois que cette graduation indique bien la distance comprise entre le haut du microscope et le rebord de son extrémité inférieure contre lequel vient buter l'extrémité supérieure de la monture de l'objectif. Il resterait alors à ajouter à cette dernière distance celle qui existe entre cette extrémité supérieure de l'objectif et la face postérieure supérieure ou de sortie de sa dernière lentille.

Mais la graduation du tube de tirage n'existe pas sur tous les microscopes; puis, quand elle existe, elle n'indique pas toujours exactement la distance que je viens de dire; enfin il n'est pas très facile de mesurer celle qui existe entre la dernière lentille de l'objectif et le haut de sa monture; aussi, je me suis construit, puis fait construire par M. Stiassnie un petit appareil très simple qui donne d'emblée et très exactement la distance comprise entre l'objectif et le haut du tube du microscope.

Règle millimétrique à curseur. — Cet appareil se compose d'une tige graduée en millimètres, le long de laquelle un curseur glisse à frottement très doux, par le seul fait de son propre poids. L'oculaire étant enlevé, on introduit cette tige dans le tube du microscope; et, comme son extrémité inférieure est suffisamment amincie pour passer à travers les diaphragmes plus ou moins étroits des objectifs, elle vient reposer sur la face supérieure de leur dernière lentille. Tandis que le curseur, dont la partie inférieure a extérieurement la forme d'un oculaire, se trouve arrêté après y avoir pénétré quelque peu, comme il en serait avec un oculaire ordinaire. Ce curseur sert d'abord à maintenir la tige bien dans l'axe du microscope. Puis, comme sa partie supérieure est formée par un tube qui entoure la tige graduée, que ce tube est percé d'une fenêtre laissant voir les divisions millimétriques, et que cette fenêtre est munie d'un vernier indiquant la distance comprise entre l'extrémité inférieure de la tige et le rebord de curseur qui repose sur le haut du tube de microscope, on voit de suite avec le curseur quelle est la distance comprise entre l'objectif et le bord supérieur du tube du microscope.

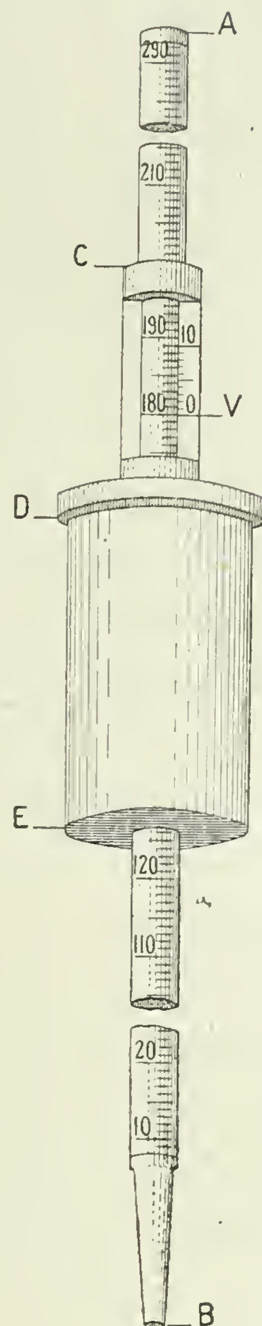


Fig. 2. — *Règle millimétrique servant à mesurer les distances entre l'objectif et le micromètre oculaire, lieu des images.* — AB, tige graduée à extrémité inférieure amincie, se posant sur la dernière lentille de l'objectif; CDE, curseur; D, rebord se posant sur le bord supérieur du tube du microscope; DE, partie inférieure pénétrant dans le microscope; CD, partie supérieure restant en dehors; V, fenêtre laissant voir les divisions de la tige graduée, avec index et vernier indiquant la distance existant entre B, l'extrémité inférieure de la tige graduée, et D, le rebord de l'oculaire.

Reste à savoir celle comprise entre le micromètre et ce bord supérieur, ou, ce qui revient au même, le rebord de l'oculaire qui repose sur lui. Elle se trouve tout indiquée avec les nouveaux modèles d'oculaire micrométrique de Huyghens à simple échelle millimétrique que j'ai précédemment fait con-

naître[1]; mais avec tous les autres il faut la mesurer; et la tige graduée avec curseur peut également servir à cela.

S'il s'agit d'oculaires micrométriques à simple échelle millimétrique, chez lesquels le micromètre se trouve au-dessous du bord supérieur du tube du microscope, on enlève la lentille supérieure de l'oculaire, et, plaçant le curseur bien verticalement sur le bord supérieur du tube de l'oculaire, on fait porter successivement l'extrémité inférieure de la tige graduée sur ce bord supérieur, puis sur la face supérieure du diaphragme oculaire. La différence entre les deux longueurs trouvées donne la distance comprise entre le bord supérieur du tube oculaire et la face supérieure du diaphragme, laquelle est la distance cherchée. En effet, le bord supérieur du tube oculaire correspond à celui du microscope quand l'oculaire est mis en place; et la face supérieure du diaphragme correspond au micromètre, quand, ce qui doit toujours être fait, la face graduée du micromètre a été tournée en bas, et repose donc sur le diaphragme.

Si le micromètre se trouve au-dessus du bord supérieur du microscope, ce qui est le cas avec les oculaires micrométriques à vis, et surtout s'il est du type que j'ai indiqué plus haut, l'évaluation de cette distance est un peu plus compliquée. Dans ce modèle, en effet, les divisions micrométriques se trouvent situées au-dessus d'une petite lame de glace. Il faut donc mesurer la distance comprise entre les faces supérieure et inférieure de cette lame et l'ajouter à celle comprise entre la face inférieure de la lame et le rebord de l'oculaire qui repose sur le haut du microscope.

Cette dernière distance peut se mesurer facilement à l'aide de la tige graduée à curseur; pour cela, on renverse l'oculaire sens dessus dessous, on place le curseur sur le bord inférieur du tube oculaire, bord qui maintenant se trouve dirigé en haut, et l'on mesure la distance qui sépare ce bord de la face inférieure de la glace, puis celle qui le sépare du rebord de l'oculaire qui repose sur le haut du microscope. La différence entre

1. *Archives d'anatomie microscopique*, 1900, p. 429, et 1901, p. 219.

ces deux distances donne évidemment celle existante entre la face inférieure de la glace et le rebord de l'oculaire.

Quant à la distance comprise entre les faces inférieure et supérieure de la glace, ce n'est pas la distance réelle, l'épaisseur de la glace qu'il faut avoir, mais la distance optique, et l'on peut l'évaluer par le procédé des taches. Pour cela, on renverse encore l'oculaire sens dessus dessous et on le place sur la platine du microscope, après en avoir dévissé le tube; puis, sur la face inférieure de la lame, devenue maintenant supérieure, on dépose une petite tache d'encre dans la verticale d'une des divisions micrométriques qui se trouvent sur l'autre face. On n'a plus alors qu'à mesurer à l'aide de la vis micrométrique le chemin qu'il faut faire parcourir à l'objectif pour mettre successivement au point le bord de la tache puis la division sous-jacente. Je n'insiste pas sur les précautions qu'il faut prendre pour obtenir avec ce procédé des mesures exactes, je les suppose connues.

Évidemment ces mensurations, cette dernière surtout, demandent beaucoup de soin et pas mal de temps; mais elles ne présentent aucune difficulté réelle et n'ont besoin que d'être faites une première fois pour toutes. Nous verrons d'ailleurs que, dans la plupart des cas, il suffit de connaître la distance existant entre l'objectif et le haut du tube, laquelle est donnée d'emblée par le curseur de la règle millimétrique.

3° Étude des séries de grossissements produits par les objectifs à des distances diverses.

Graphiques des séries de grossissements. — Leurs caractères généraux; ligne limite des grossissements ou caractéristique; distances proportionnelles aux grossissements; grossissement par unité de distance ou grossissement spécifique, et distance par unité de grossissement. — Différences entre les graphiques des objectifs de forces diverses : 1° degré d'écartement de la caractéristique, 2° siège du foyer postérieur.

Grâce aux procédés et appareils que je viens d'indiquer, on peut donc évaluer avec précision un assez grand nombre des grossissements que chaque objectif est capable de produire à

des distances diverses de l'objectif, ainsi que les distances auxquelles ces grossissements ont lieu. Afin d'avoir des séries plus longues, je me suis fait disposer un microscope ayant un tube très court et donnant, par conséquent, des grossissements très faibles. Il n'y avait pas avantage à avoir des microscopes plus longs que les modèles ordinaires, parce qu'avec les modèles courants d'objectifs les grossissements seraient trop forts et les images trop flous, ce qui les rendrait difficiles à mesurer exactement.

D'après ce qui a été dit plus haut, on peut procéder de deux façons différentes pour obtenir les séries : ou bien placer le micromètre à une série de distances déterminées d'avance, de 10 en 10 millimètres par exemple, puis évaluer le grossissement produit à chacune de ces distances; ou bien, au contraire, tirer plus ou moins le tube de tirage, de façon à obtenir une série de concordances et de grossissements voulus, puis mesurer les distances auxquelles chacun d'eux a été obtenu. Avec le premier procédé, je le rappelle, il est nécessaire d'employer un oculaire micrométrique à vis si l'on veut avoir des résultats aussi exacts que possible; avec le second, on a l'avantage de pouvoir se servir d'oculaires à simple échelle millimétrique qui sont les plus répandus, les moins coûteux, maïs l'inconvénient de passer beaucoup plus de temps à ces évaluations.

Supposons que l'on ait évalué, que ce soit par l'un ou l'autre de ces deux procédés, un certain nombre des grossissements produits par des objectifs de forces diverses. Il nous faut maintenant étudier ces séries; or il m'a semblé que pour cela le mieux était de les disposer sous forme de graphiques et de la façon suivante :

Graphiques des séries de grossissements. On commence par tracer une ligne verticale XY qui représente à la fois l'axe principal et l'axe du microscope, et, à l'extrémité inférieure de cette ligne, un petit trait horizontal OO indiquant la face supérieure, postérieure ou de sortie, de l'objectif. Puis, à partir de ce trait et très exactement aux diverses distances auxquelles chaque grossissement a été pris, on trace d'autres traits hori-

zontaux partant de l'axe principal, et dont la longueur représente, très exactement également, le grossissement obtenu à chacune de ces distances, ou, ce qui revient au même, je l'ai déjà dit, les dimensions de l'image de l'unité de longueur. Un grossissement de 40, par exemple, serait représenté par un trait de 40 millimètres de long, c'est ce qui a été fait dans la figure ci-jointe. On pourrait évidemment adopter une autre échelle; ainsi, pour des objectifs faibles, il y aurait plutôt avantage à en prendre une plus forte, à représenter par exemple un grossissement de 4 par un trait de 4 centimètres de long.

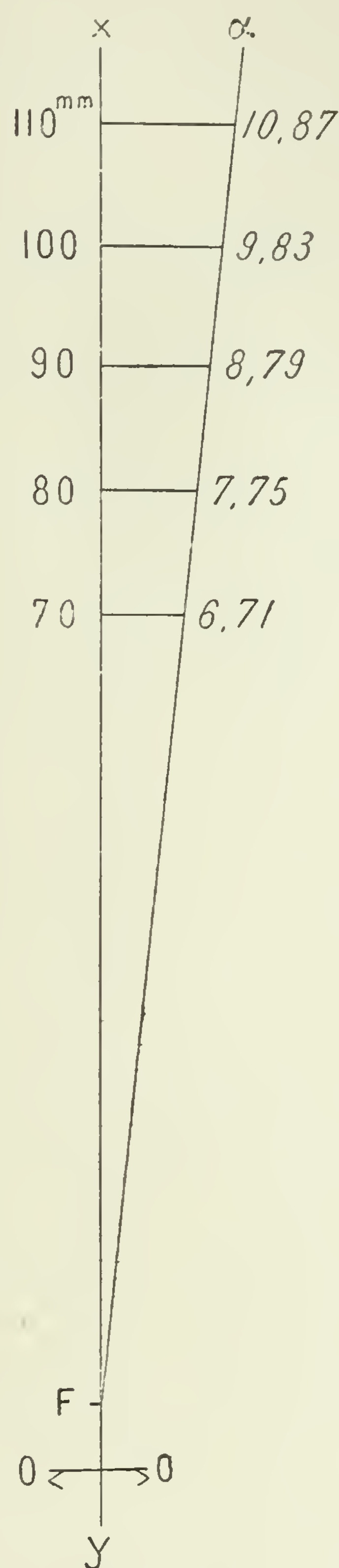


Fig. 3. — *Graphique des grossissements produits par l'objectif Verick nº 2 à des distances diverses.* — XY, axe principal; OF, face supérieure, postérieure ou de sortie de l'objectif; F, foyer postérieur de l'objectif: Fα' ligne caractéristique formant la limite de tous les grossissements que l'objectif est capable de produire; les chiffres de gauche indiquent les distances comprises entre la face postérieure de l'objectif et les points où les grossissements ont été mesurés, les traits horizontaux et les chiffres de droite indiquent les grossissements trouvés.

Les traits horizontaux qui représentent les grossissements sont naturellement d'autant plus longs qu'ils sont situés plus haut, c'est-à-dire plus loin de l'objectif. Et, si l'on réunit par des lignes leurs extrémités libres, celles qui sont opposées à l'axe, on obtient une ligne d'ensemble très intéressante qui représente la limite de tous les grossissements que chaque objectif est capable de produire, aussi mériterait-elle d'être appelée *ligne limite des grossissements*. Elle a pour caractères : 1° d'être parfaitement rectiligne si les grossissements et les distances ont été évalués avec tout le soin voulu; — 2° d'être forcément oblique par rapport à l'axe, s'écartant d'autant plus de lui que l'on s'éloigne de l'objectif; — 3° d'être d'autant plus oblique que les objectifs

sont plus forts. Et elle conserve ces caractères aussi loin qu'on aille dans les grossissements, dans les forts comme dans les faibles.

Si donc on la prolonge par en bas, au delà du plus faible grossissement évalué, il est évident qu'elle doit continuer à former la limite des grossissements produits, et que ceux-ci vont par conséquent en diminuant peu à peu, au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'objectif. Il arrive un moment où l'image se trouve avoir les dimensions de l'objet, où le grossissement est égal à 1, où donc il n'y a plus de grossissement produit. Au delà, plus près encore de l'objectif, l'image devient plus petite que l'objet, l'objectif ne grossit plus, il rapetisse. Enfin la ligne limite des grossissements rencontre et croise l'axe principal; à ce niveau l'image est égale à 0, il n'y en a plus.

L'ensemble du graphique forme donc une sorte d'échelle triangulaire renversée dont l'un des montants est vertical, c'est l'axe principal; dont l'autre est oblique, c'est la ligne limite des grossissements; dont les barreaux sont horizontaux, ce sont les grossissements. On pourrait l'appeler l'échelle des grossissements.

Comparons ces données purement expérimentales aux données théoriques qui nous sont fournies par l'optique géométrique. Représentons l'objectif par une lentille convergente infiniment mince, par le trait horizontal OO; l'axe principal, par la ligne verticale XY; le foyer antérieur, par le point F_a; le foyer postérieur, par le point F_p; l'objet, par le trait AB, et nous le supposons ayant un diamètre égal à l'unité de longueur pour que son image représente les grossissements produits. Construisons son image : on sait qu'il suffit pour cela de suivre deux rayons qui, partant de son extrémité A, passent l'un par le foyer postérieur, l'autre par le foyer antérieur. Le premier (ligne en petits traits), marche d'abord parallèlement à l'axe, comme s'il venait de l'infini; puis, après avoir traversé l'objectif, il oblique vers le foyer postérieur, croise l'axe à ce niveau et se continue au delà suivant la même direction et s'écartant de plus en plus de l'axe. Le second (ligne pointillée) oblique de suite vers le foyer antérieur, croise l'axe à ce niveau, et, poursui-

vant sa direction, arrive à l'objectif; il devient alors parallèle à l'axe et finit par rencontrer le premier rayon en un certain point A′, lequel constitue l'image du point A. On n'a plus alors qu'à abaisser sur l'axe la perpendiculaire A′B′ pour avoir l'image de AB et par conséquent le grossissement produit, puisque nous avons supposé AB égal à l'unité de longueur (fig. 4).

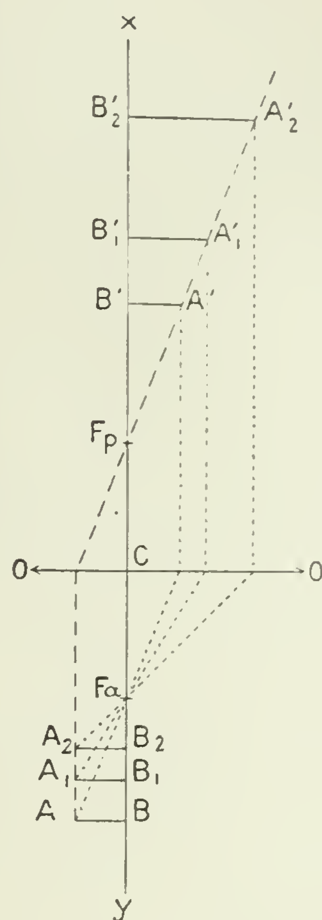


Fig. 4. — *Grossissements divers produits par un même objectif suivant que l'objet est plus ou moins près du foyer antérieur.* — OO, l'objectif représenté par une lentille mince; XY, axe principal; C, centre optique; Fa, Fp, foyers antérieur et postérieur; AB, objet d'une longueur égale à l'unité; AB_1 et AB_2, le même plus rapproché du foyer antérieur; la ligne à petits traits A, O, Fp, A′, A'_1, A'_2 représente le rayon qui passe par le foyer postérieur et forme la caractéristique, limite de tous les grossissements que l'objectif est capable de produire; les lignes pointillées représentent les rayons qui passent par le foyer antérieur, et, rencontrant la caractéristique, forment les images de A; A′B′, $A'_1B'_1$, $A'_2B'_2$, images de AB, A_1B_1, A_2B_2 représentant les grossissements produits par l'objectif aux diverses distances.

Voyons maintenant ce que va devenir le grossissement si AB est rapproché du foyer et porté en A_1B_1, puis en A_2B_2, etc. Pour cela, revenons à nos deux rayons. Le premier, étant parallèle à l'axe et partant toujours à la même distance de lui, se trouvera suivre exactement le même chemin que précédemment, et cela quelle que soit la position donnée à l'objet AB. Mais le second, devant passer par le foyer antérieur et étant plus rapproché de lui, se trouvera croiser l'axe sous un angle plus grand et ne pourra atteindre l'objectif qu'en un point plus éloigné de l'axe; aussi formera-t-il, après l'avoir traversé, un rayon parallèle qui sera également plus éloigné de l'axe et qui ne rencontrera le premier qu'en un point se trouvant tout à la fois plus éloigné de l'axe et plus éloigné de l'objectif. Il en résultera que l'image produite $A'_1B'_1$ aura lieu en un point plus éloigné de l'objectif, qu'elle sera plus grande, c'est-à-dire que le grossissement sera plus fort. Que si l'objet est avancé en A_2B_2, l'image sera encore reculée plus loin, en $A'_2B'_2$, et plus grossie; le grossissement sera donc encore plus fort, et ainsi de suite.

Donc, tandis que le second rayon, celui qui passe par le foyer antérieur, se trouve, après avoir été réfracté, déplacé parallèlement à lui-même en s'écartant de l'axe; le premier, celui qui passe par le foyer postérieur, reste au contraire invariable pour chaque objectif. Mais, fait important, il varie d'un objectif à l'autre comme varient leurs foyers, il les caractérise; aussi les physiciens l'ont-ils appelé avec juste raison *la ligne caractéristique*. On pourrait également donner ce qualificatif à l'angle que la caractéristique forme avec l'axe optique au niveau du foyer postérieur; il est également spécial à chaque objectif.

Remarquons maintenant que la caractéristique forme la limite des grossissements, $A'B'$, $A'_1B'_1$, $A'_2B'_2$, comme de tous ceux que l'objectif est encore capable de produire; qu'elle forme avec l'axe principal et les traits représentant ces grossissements une échelle renversée comme le fait notre graphique des grossissements obtenus expérimentalement; que ces deux échelles sont semblables, voire même absolument égales si les objectifs et les distances auxquelles les objets sont placés sont les mêmes. Cela nous montre que la caractéristique des physiciens est la même chose que notre ligne limite des grossissements et que le point où cette ligne limite rencontre l'axe optique n'est autre que le foyer postérieur de l'objectif.

Remarquons encore que dans ces deux échelles, l'expérimentale et la théorique, les traits horizontaux qui représentent les grossissements forment avec l'axe principal et avec la caractéristique, ou ligne limite des grossissements, autant de triangles semblables ayant pour sommet commun le foyer postérieur de l'objectif. Les bases de ces triangles sont donc proportionnelles à leurs hauteurs, c'est-à-dire que les *grossissements sont proportionnels aux distances comprises entre, d'une part, le point où l'image a été mesurée, où le grossissement a été évalué, et, d'autre part, le foyer postérieur de l'objectif*. Ils ne sont donc pas proportionnels aux distances comprises entre le lieu de l'image ou du grossissement et l'objectif, encore moins aux longueurs de tube du microscope, comme on pourrait le croire au premier abord, en se basant sur ce fait bien connu que le grossissement augmente au fur et à mesure que l'on tire le tube de tirage du

microscope. Le grossissement augmente bien avec la longueur de tube, avec la distance comprise entre l'image et l'objectif, mais ce n'est pas en proportions exactes.

Si l'on représente par g, g', g''... les grossissements obtenus aux distances l, l' l''... comprises entre le lieu de l'image ou du grossissement et le foyer de l'objectif, on a l'une ou l'autre des deux équations suivantes :

$$\frac{g}{l}=\frac{g'}{l'}=\frac{g''}{l''}\dots (1) \quad \text{ou} \quad \frac{l}{g}=\frac{l'}{g'}=\frac{l''}{g''}\dots (2).$$

Ces deux équations sont fort intéressantes : la première, étant le grossissement divisé par la longueur, exprime le grossissement produit par l'objectif à chaque unité de longueur, ou, ce qui revient au même, le grossissement produit à l'unité de distance de son foyer postérieur, puisque c'est à partir de ce foyer que les grossissements commencent à se produire; on pourrait l'appeler, ne serait-ce que pour simplifier le langage, *grossissement spécifique*, ou encore *coefficient de grossissement.* Et si l'on représente ce grossissement par γ, on a :

$$\gamma=\frac{g}{l}(3), \quad \text{d'où} \quad g=\gamma l(4) \quad \text{et} \quad l=\frac{g}{\gamma}(5).$$

La première de ces formules, le n° 3, nous donne le moyen de connaître le grossissement spécifique; elle nous montre qu'il suffit pour cela d'évaluer un grossissement quelconque et de le diviser par la distance comprise entre le lieu de l'image ou du grossissement et le foyer postérieur.

La formule n° 4 nous apprend que, connaissant le grossissement spécifique, on peut savoir quels sont les grossissements produits à telle ou telle distance du foyer postérieur; on n'a qu'à multiplier ce grossissement spécifique par la distance.

La formule n° 5 nous apprend que, connaissant le grossissement spécifique, on peut savoir la distance qui, comptée à partir du foyer postérieur, donnera tel ou tel grossissement voulu; on n'a qu'à diviser le grossissement voulu par le grossissement spécifique. Nous aurons à utiliser ces diverses notions.

Quant à l'équation n° 2, comme elle est la longueur divisée par le grossissement, elle exprime la longueur correspondante

à chaque unité de grossissement produite, ou, ce qui revient au même, la distance comprise entre le foyer postérieur et le point où le grossissement est égal à 1, c'est-à-dire le point où l'image a les dimensions de l'objet. Et si l'on représente cette distance par λ on a :

$$\lambda = \frac{l}{g} \ (6) \quad \text{d'où } g = \frac{l}{\lambda} \ (7) \quad \text{et } l = \lambda g \ (8).$$

La formule n° 6 nous donne le moyen de connaître cette longueur par unité de grossissement; il suffit pour cela d'évaluer la longueur comprise entre le lieu d'un grossissement quelconque et le foyer postérieur, puis de diviser cette longueur par le grossissement.

Les formules 7 et 8 nous montrent que la connaissance de la distance par unité de longueur nous permet également de calculer soit le grossissement produit à une distance déterminée du foyer postérieur; soit la distance qui, comptée à partir de ce foyer postérieur, donne un grossissement voulu. Dans le premier cas (formule 7) on n'a qu'à diviser cette distance par la distance à l'unité de grossissement; dans le second (formule n° 8), qu'à multiplier la distance à l'unité de grossissement par le grossissement voulu.

Enfin, puisque les grossissements sont proportionnels aux longueurs comptées à partir du foyer postérieur, nous avons, en appliquant cette loi au grossissement par unité de distance et à la longueur par unité de grossissement :

$$\frac{\gamma}{1} = \frac{1}{\lambda}$$

d'où : $$\gamma = \frac{1}{\lambda}, \quad \lambda = \frac{1}{\gamma}, \quad \gamma\lambda = 1$$

c'est-à-dire que le grossissement par unité de longueur est l'inverse de la longueur par unité de grossissement.

Nous verrons plus loin que le grossissement spécifique, grossissement par unité de distance ou grossissement à l'unité de distance du foyer postérieur, correspond à ce qu'on appelle en physique la puissance, et que, par suite, la distance par unité de grossissement ou la distance comprise entre le foyer postérieur

et le lieu du grossissement 1, correspond à la distance focale.

J'aurais donc pu, dans ce qui va suivre, remplacer par le mot de puissance, qui a l'avantage d'être bien connu, ceux de grossissement par unité de longueur, de grossissement à l'unité de distance du foyer postérieur, ou de grossissement spécifique, qui eux sont nouveaux. J'ai cru cependant qu'il était préférable de les conserver; parce que, tout en exprimant la même valeur, ils la présentent de façon plus concrète et rendront plus claires certaines démonstrations que j'aurai à faire dans la suite. Je ne pourrai d'ailleurs prouver que plus tard la synonymie de ces expressions.

Différences entre les graphiques des grossissements produits par des objectifs de forces diverses. — Cherchons maintenant, et c'est là le but que nous poursuivons, à nous rendre compte des différences que présentent les séries de grossissements, suivant que les objectifs qui leur ont donné lieu sont plus ou moins grossissants. Il suffit déjà pour cela de jeter un coup d'œil d'ensemble sur un certain nombre de ces graphiques; mais le mieux est de les réunir tous en un seul (fig. 5), en leur donnant à tous même axe principal, même ligne d'objectifs, et en n'indiquant pour chacun d'eux que la caractéristique ou ligne limite des grossissements. J'y ai ajouté cependant des traits horizontaux (traits interrompus de la figure), situés à 1 décimètre du foyer postérieur de chaque objectif, qui représentent le grossissement produit par chacun de ces objectifs à un décimètre de distance de leur foyer postérieur; puis une ligne horizontale générale (ligne pointillée) située à un décimètre de la face postérieure de l'objectif, qui représente le grossissement produit à cette distance; nous aurons à parler plus loin de ces deux sortes de grossissements.

On obtient ainsi un graphique général qui est constitué par une ligne verticale (l'axe principal commun), de laquelle se détachent à diverses hauteurs (foyers postérieurs des objectifs) une série de lignes obliques (les caractéristiques, ou limites des grossissements) qui, en général, s'écartent d'autant plus de la verticale qu'elles s'en détachent plus bas.

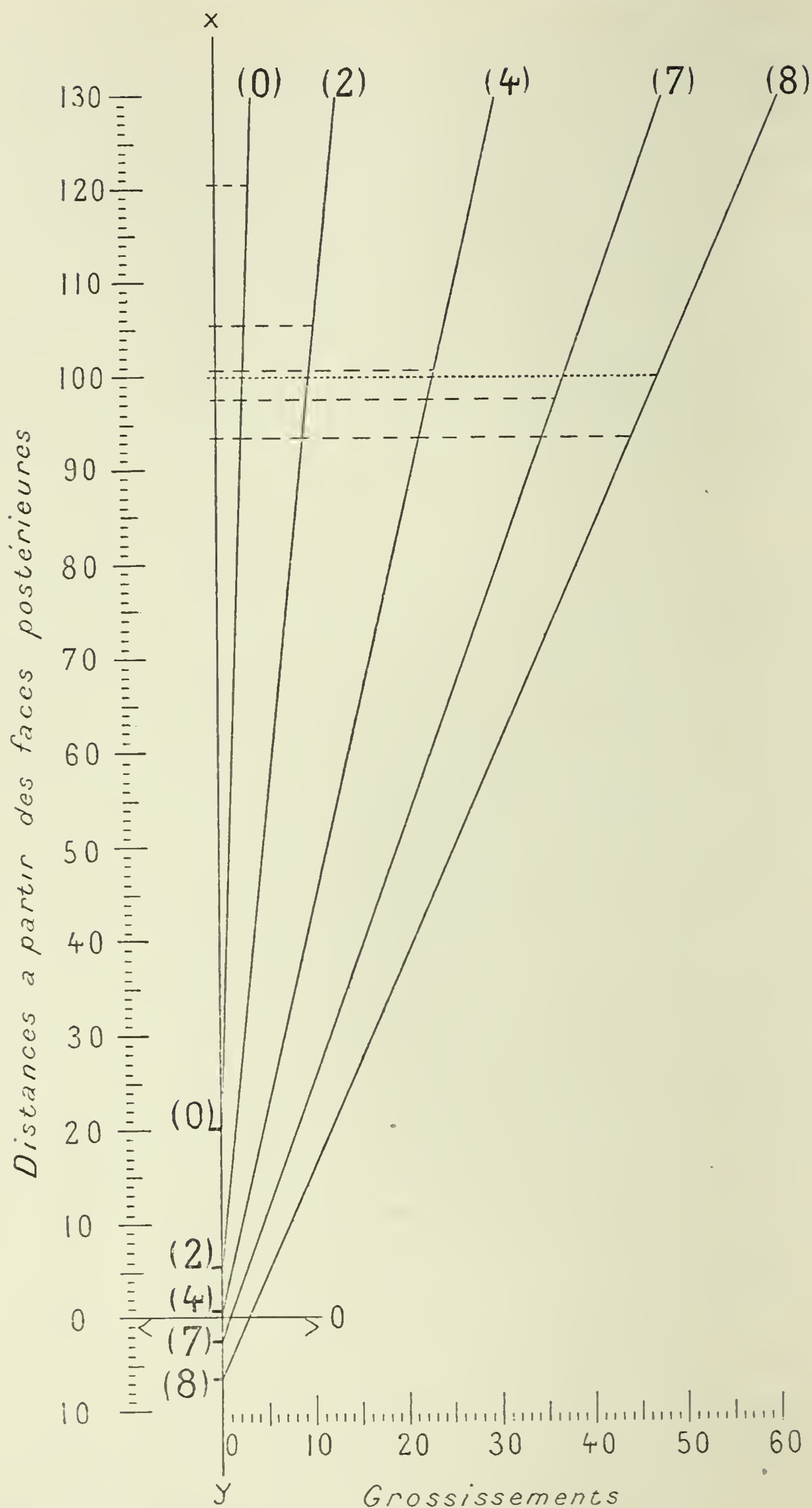


Fig. 5. — *Graphiques des grossissements produits par les objectifs Verick nos 0, 2. 4. 7. 8.* — XY, axe principal et axe du microscope : OO, face supérieure postérieure ou de sortie des objectifs ; les lignes obliques représentent les caractéristiques, qui forment la limite de tous les grossissements que chaque objectif est capable de produire. Les chiffres entre parenthèses indiquent les numéros des objectifs correspondants à ces caractéristiques : les points de rencontre de ces lignes avec l'axe donnent le siège des foyers postérieurs de ces objectifs : les traits interrompus représentent les grossissements produits à un décimètre de distance des foyers postérieurs (grossissements spécifiques, puissances ou décadioptries) ; le trait pointillé, les grossissements produits à un décimètre des faces postérieures des objectifs.

Il est alors facile de voir que s'il s'agit d'objectifs faibles, la caractéristique se détache loin de l'objectif et s'écarte peu de l'axe; et cela montre que la faiblesse du grossissement tient d'une part à ce qu'il commence à se produire loin de l'objectif, qu'il a donc moins d'espace pour se développer, et de l'autre à ce qu'il est peu considérable par unité de distance.

Avec les objectifs forts, au contraire, l'écartement est plus considérable par unité de distance, il commence à se produire beaucoup plus tôt; et c'est à cette double cause qu'est due leur plus grande force.

Avec les objectifs très forts, l'écartement commence même à se produire à l'intérieur de l'objectif, avant la sortie des rayons hors de lui. Au premier abord, il semble impossible qu'un foyer postérieur puisse se trouver à l'intérieur de l'objectif et non en dehors de lui; mais si l'on réfléchit, d'une part, à la forte courbure de la première lentille des objectifs forts et, d'autre part, à la distance relativement grande qui existe entre cette première lentille et la face postérieure de la dernière, on conçoit que les rayons, ayant été rendus très convergents par la première, puissent s'entrecroiser avant leur sortie de la dernière.

En résumé, les différences que présentent entre elles les séries de grossissements, et par conséquent les pouvoirs grossissants des objectifs dépendent de deux causes :

1° Du plus ou moins d'éloignement du foyer postérieur de l'objectif; plus loin il est, plus loin le grossissement commence à se produire, moins donc il est considérable, toutes choses étant égales d'ailleurs;

2° Du plus ou moins d'écartement de la caractéristique ou limite des grossissements; plus grand il est, plus le grossissement augmente rapidement, plus donc il est considérable, toutes choses étant égales d'ailleurs.

Il s'ensuit, d'après ce que nous avons dit précédemment, que notre nouvelle notation doit être basée, d'une part, sur le siège du foyer postérieur des objectifs et, de l'autre, sur le degré d'écartement de leur caractéristique.

L'importance de ces deux causes de grossissement n'est pas

la même, les graphiques nous le montrent déjà : on voit, par exemple, les objectifs forts produire à égalité de distance des grossissements très différents, alors que leurs foyers postérieurs sont cependant relativement près les uns des autres ; on voit même des objectifs qui sont plus grossissants que d'autres, tout en ayant leur foyer postérieur plus éloigné ; et cela montre que les différences des pouvoirs grossissants tiennent surtout aux différences dans le degré d'écartement de la caractéristique.

On peut d'ailleurs s'en rendre un compte assez exact en évaluant et comparant les grossissements produits à égalité de distance par des objectifs de forces diverses, et en recherchant la part prise, d'une part, par le siège du foyer postérieur, de l'autre, par le degré d'écartement de la caractéristique. Soient, par exemple, l'objectif Verick n° 0, qui donne à 1 décimètre de distance de sa face postérieure un grossissement de 2,9, et l'objectif n° 2 qui, dans les mêmes conditions, en donne un de 9,8, donc 3,37 fois plus fort. Si l'objectif n° 0 avait le foyer postérieur du n° 2, son grossissement ne serait que de 3,5 au lieu de 9,8, c'est-à-dire 2,8 fois plus faible ; tandis que s'il avait le degré d'écartement du n° 2, tout en conservant son foyer, son grossissement serait de 8,2, c'est-à-dire 1,19 fois plus faible seulement. Le degré d'écartement a donc dans cet exemple une influence 2,3 fois plus grande que le siège du foyer.

Il s'ensuit que, tout en tenant compte du siège du foyer postérieur, c'est le degré d'écartement qui doit servir de base première à la notation nouvelle que nous cherchons, lui qui doit être mis en vedette. Nous allons maintenant chercher à évaluer exactement et à représenter clairement et le degré d'écartement de la caractéristique et le siège du foyer postérieur.

A vrai dire, le degré d'écartement de la caractéristique et le siège du foyer postérieur dépendent l'un et l'autre de la longueur focale. Il est facile de s'en rendre compte sur la figure 4 ; que l'on suppose cette longueur plus grande que celle qui y est représentée, le foyer postérieur sera évidemment d'autant plus reporté en arrière, loin de l'objectif, et le degré d'écartement de la caractéristique sera par suite d'autant moins considérable, puisque la caractéristique se trouvera croiser l'axe d'autant plus

loin. Tandis que si l'on suppose au contraire la longueur focale plus petite que celle représentée dans la figure, le foyer sera d'autant plus près de l'objectif et le degré d'écartement d'autant plus considérable.

Il semblerait donc au premier abord qu'il suffirait de connaître la longueur focale d'un objectif pour en tirer et le degré d'écartement de sa caractéristique et le siège de son foyer postérieur; puisque l'un et l'autre dépendent de cette longueur. Ce serait possible pour le degré d'écartement, mais nous verrons par la suite qu'il est préférable de déterminer ce degré d'écartement par l'un des procédés que j'indiquerai. Quant au siège du foyer postérieur, la connaissance de la longueur focale ne suffit pas pour le déterminer; il faut connaître en plus le siège du point à partir duquel on doit compter cette longueur, c'est-à-dire le siège du point principal postérieur; savoir, par exemple, quelle est la distance comprise entre ce point et la face postérieure de l'objectif; or, nous le verrons également plus loin, il est préférable de déterminer la distance existante entre le foyer postérieur et la face postérieure de l'objectif, laquelle nous donne d'emblée le siège du foyer postérieur.

4° Évaluation du degré d'écartement de la caractéristique.

1° Évaluation de l'écartement de la caractéristique par le grossissement spécifique; évaluation du grossissement spécifique, par le graphique, par le procédé des deux grossissements; notation par le grossissement spécifique. — Rapports du grossissement spécifique avec la puissance, la distance focale, le nombre par les dioptries; notation des dioptries; évaluation du grossissement spécifique, à l'aide du focomètre Weiss et du focimètre Legros.

2° Évaluation de l'écartement de la caractéristique par l'angle d'écartement, notation par cet angle.

Pour évaluer et représenter le degré d'écartement de la caractéristique par rapport à l'axe principal, on n'a qu'à faire ce que l'on ferait s'il s'agissait d'évaluer et de représenter l'obliquité d'une ligne quelconque par rapport à une autre; on n'a qu'à rechercher soit de combien la caractéristique s'éloigne de l'axe

par unité de longueur, soit le degré de l'angle qu'elle forme avec cet axe. Commençons par le premier de ces moyens qui, nous le verrons, est le meilleur en l'espèce.

Évaluation par le grossissement spécifique. — L'écartement qui existe en un point quelconque entre la caractéristique et l'axe représente, nous l'avons vu plus haut, le grossissement produit à ce niveau. Il s'ensuit que mesurer de combien la caractéristique s'écarte de l'axe principal par unité de longueur, revient à mesurer de combien le grossissement augmente par unité de longueur, ou encore, quel est le grossissement produit à l'unité de distance du foyer postérieur, puisque les grossissements commencent à partir de ce foyer; c'est ce que j'ai proposé plus haut d'appeler le grossissement spécifique. Il peut être évalué de diverses façons.

On pourrait d'abord utiliser les graphiques des séries de grossissements dont je viens de parler. Il suffit pour cela de tracer une ligne horizontale à l'unité de distance du foyer postérieur, à 1 décimètre par exemple, ainsi que cela a été fait sur la figure 5, et de mesurer l'intervalle compris à ce niveau entre l'axe principal et la caractéristique, cet intervalle donne d'emblée le grossissement spécifique. On pourrait encore, appliquant la formule indiquée page 295 : $\gamma = \frac{g}{l}$, prendre un des grossissements quelconques qui ont servi à établir le graphique, et le diviser par la distance qui se trouve exister sur le graphique entre le lieu de ce grossissement et le foyer postérieur. Ces deux façons d'opérer sont très simples, et, quand les graphiques ont été construits de façon précise, beaucoup plus exactes qu'on ne pourrait le supposer au premier abord. Je les appellerai les procédés par les graphiques.

Le procédé suivant m'a paru préférable. Il est bien évident que, pour savoir de combien une ligne s'écarte d'une autre, il faut connaître au moins deux points de cette ligne par rapport à l'autre, autrement dit, connaître l'écartement existant entre elles en deux points différents et la distance comprise entre ces deux points. Or ici, écartement signifiant grossissement, cela

veut dire qu'il faut connaître au moins deux grossissements et la distance comprise entre les lieux de ces deux grossissements. Ce serait du reste le minimum qu'il faudrait connaître pour pouvoir établir un graphique.

Représentons comme dans nos graphiques les deux grossissements par deux traits de longueurs correspondantes. Soient XY l'axe principal, A'B' un premier grossissement, A″B″ un second grossissement, pris en un point plus éloigné, distant du premier de la longueur B'B″, et menons la caractéristique A″A' qui va rencontrer l'axe principal au foyer postérieur de l'objectif. Le grossissement spécifique, grossissement par unité de longueur, étant égal, comme nous l'avons vu, à un grossissement quelconque divisé par la longueur comprise entre le lieu de ce grossissement et le foyer postérieur, nous serait donné d'emblée, si nous connaissions les distances B'F et B″F, par l'une ou l'autre des deux formules suivantes :

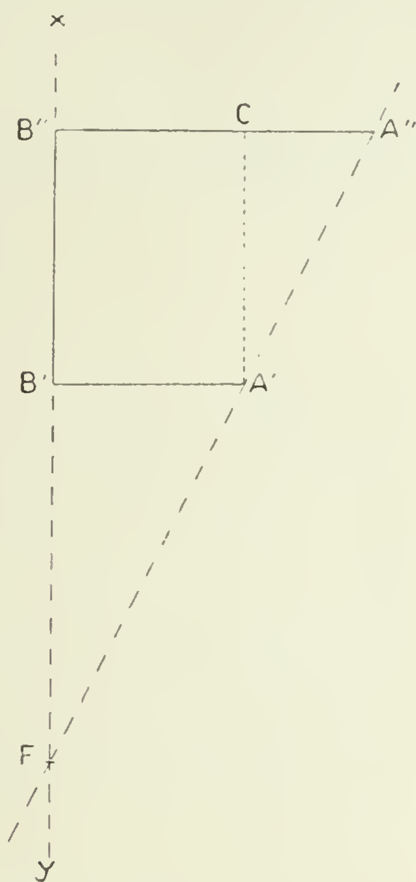


Fig. 6. — *Évaluation du grossissement produit à l'unité de distance du foyer postérieur de l'objectif.* — XY, axe principal ; A'B' et A″B″, deux grossissements quelconques produits par l'objectif examiné ; B'B″, distance entre les lieux de ces deux grossissements ; F, foyer postérieur ; FA'A″, caractéristique limite des grossissements ; A'C, parallèle à B'B″.

$$\gamma = \frac{A'B'}{B'F} \quad \text{ou} \quad \gamma = \frac{A''B''}{B''F}.$$

Mais nous pouvons y arriver indirectement. En effet, à partir de A' menons A'C parallèle à l'axe principal ; nous nous trouvons former ainsi un petit triangle A'CA″ qui est par construction semblable aux deux triangles FB'A' et FB″A″, puisque ses angles sont respectivement égaux aux leurs. Le rapport entre sa base CA″ et sa hauteur CA' est donc égal aux rapports entre les bases et les hauteurs des deux autres triangles ; nous avons donc :

$$\frac{CA''}{CA'} = \frac{A'B'}{B'F} = \frac{A''B''}{B''F}$$

et comme ces deux derniers rapports donnent le grossissement spécifique γ, il s'ensuit que :

$$\gamma = \frac{CA''}{CA'}$$

Or, dans ce petit triangle nous connaissons la base CA'' ainsi que la hauteur C'A. En effet, CA'' est égale à A''B'' — B''C et, comme B''C est égal par construction à A'B', nous voyons que CA'' est égal à A''B'' — A'B', lesquels nous sont connus. Nous connaissons également la hauteur CA', qui est par construction égale à B''B'; nous avons donc :

$$\gamma = \frac{CA''}{CA'} = \frac{A''B'' - A'B'}{B''B'}.$$

C'est-à-dire que, pour savoir le grossissement spécifique d'un objectif, il suffit d'*évaluer deux grossissements produits par lui et de diviser leur différence par la distance comprise entre les lieux de ces deux grossissements*. On évalue, par exemple, le grossissement produit quand le tube du tirage du microscope est complètement tiré, puis celui produit quand le tube est complètement abaissé, et, enfin, la longueur dont le tube a été tiré.

Que si l'on s'arrange de façon que la distance entre les lieux des grossissements soit égale à 1, l'unité de distance choisie, la formule devient :

$$\gamma = \frac{A''B'' - A'B'}{1},$$

c'est-à-dire que la différence entre les deux grossissements donne d'emblée le grossissement spécifique cherché.

On peut arriver à cette même formule en procédant algébriquement, au lieu de procéder géométriquement. Soient : g le premier grossissement, G un second obtenu en un point plus éloigné distant du premier de la longueur δ. Si nous connaissions la longueur l existante entre le foyer postérieur de l'objectif et le lieu du premier grossissement, nous aurions le grossissement spécifique par l'une ou l'autre des deux formules :

$$\gamma = \frac{g}{l} \quad \text{ou} \quad \gamma = \frac{G}{l + \delta};$$

mais nous pouvons connaître l par l'équation :

$$\frac{g}{l}=\frac{G}{l+\delta} \text{ qui donne } l=\frac{g\delta}{G-g}$$

et si, dans l'une ou l'autre des deux premières formules, nous remplaçons l par cette valeur, nous avons de part et d'autre :

$$\gamma=\frac{G-g}{\delta}$$

ce qui, on le voit, est exactement la même formule que la précédente.

Au début de mes recherches j'y étais encore arrivé d'une autre façon, mais moins simple : en partant des distances comprises entre les lieux des grossissements et la face postérieure de l'objectif. Divisant les grossissements par ces distances, j'avais naturellement obtenu des chiffres qui n'étaient pas constants, pour un même objectif; puisque les distances ne sont pas proportionnelles aux grossissements et qu'elles sont tantôt plus faibles, tantôt plus grandes que celles qui sont proportionnelles. J'avais alors calculé les quantités qu'il faudrait leur ajouter ou leur retrancher, pour qu'elles devinssent proportionnelles, mon but étant d'arriver ainsi à connaître le grossissement par unité de distance.

Soient encore : g et G les grossissements trouvés aux distances d et D de l'objectif et γ le grossissement spécifique cherché. Si les distances d et D sont trop grandes pour être proportionnelles aux grossissements, ce qui arrive avec les objectifs faibles, et si l'on représente par x la quantité qu'il faudrait leur retrancher, on a les deux formules :

$$\gamma=\frac{g}{d-x} \quad \text{et} \quad \gamma=\frac{G}{D-x}$$

d'où le rapport : $$\frac{g}{\delta-x}=\frac{G}{D-x}$$

qui donne : $$x=\frac{Gd-gD}{G-g}$$

et si l'on introduit cette valeur de x dans l'une ou l'autre des deux premières formules, on a de part et d'autre :

$$\gamma = \frac{G - g}{D - d}.$$

Que si, au contraire, les distances d et D sont trop courtes, ce qui arrive avec les objectifs forts, et si l'on représente par y la quantité qu'il faudrait leur ajouter pour qu'elles soient proportionnelles aux grossissements, nous aurions :

$$\gamma = \frac{g}{d + y} \quad \text{et} \quad \gamma = \frac{G}{D + y}$$

d'où : $\frac{g}{d + y} = \frac{G}{D + y}$; d'où : $y = \frac{gD - Gd}{G - g}$

qui, introduit dans l'une ou l'autre des deux premières formules, donne encore :

$$\gamma = \frac{G - g}{D - d}.$$

On le voit, c'est toujours la même formule que celle obtenue par les autres procédés.

On pourrait enfin obtenir le grossissement spécifique sans prendre la peine de calculer les grossissements g et G, en se contentant de la connaissance des dimensions de l'objet O et de celles des images réelles i et I données par l'objectif en deux points distants de la longueur δ ou D — d. En effet, les grossissements g et G sont donnés par les formules :

$$g = \frac{i}{o} \quad \text{et} \quad G = \frac{I}{O}$$

et si on les remplace par ces valeurs dans les formules donnant γ, celles-ci deviennent :

$$\gamma = \frac{I - i}{O\delta} \quad \text{ou} \quad \gamma = \frac{I - i}{O(D - d)}.$$

C'est-à-dire que le grossissement spécifique est égal à la différence qui existe entre les dimensions de deux images obtenues en deux points différents, différence que l'on divise par la dimension de l'objet, puis par la distance comprise entre les lieux des deux images.

Pour obtenir avec ces procédés des résultats aussi exacts que possible, il ne suffit pas d'avoir mesuré les images et les dis-

tances avec toutes les précautions indiquées précédemment; parce que les erreurs commises dans ces évaluations, si petites soient-elles, peuvent s'ajouter dans l'application des formules susdites et prendre alors une importance notable; c'est par exemple ce qui arriverait si G ou I étaient trop forts, g ou i et δ trop faibles; le quotient γ s'en trouverait fortement élevé. Ce serait l'inverse si G ou I étaient trop faibles, g ou i et δ trop forts. Il importe donc de s'arranger de façon à atténuer l'effet de ces sommations d'erreurs, si elles venaient à se produire.

Un des meilleurs moyens consiste à prendre les grossissements à des distances aussi grandes que possible l'une de l'autre; en effet, les différences qui existent entre les grossissements ou les dimensions des images étant relativement plus grandes, les erreurs commises dans les évaluations des grossissements et des distances se trouvent avoir d'autant moins d'importance.

J'ai essayé d'apprécier les bons effets de cette manière de procéder, en calculant les grossissements spécifiques donnés par des grossissements obtenus à des distances de plus en plus grandes, et en les comparant au grossissement spécifique moyen donné par l'ensemble de ces évaluations de grossissements. Avec les grossissements pris à des distances de 10 millimètres seulement, j'ai trouvé un écart moyen de 3,9 p. 100, avec un maximum de 10 p. 100 et un autre de 11,5 p. 100. Cependant, comme les autres maxima étaient tous notablement inférieurs, je serais assez porté à croire à quelque erreur de calcul dans les deux cas; d'autant que dans une autre série où j'avais eu un maximum aussi élevé et où j'avais conservé mes feuilles de calcul, j'ai pu retrouver mon erreur. En tout cas, la moyenne générale de tous les écarts maxima a été de 6,7 p. 100.

Avec des grossissements pris à des distances plus grandes, l'écart moyen a été naturellement beaucoup plus faible; à la distance de 1 décimètre par exemple, distance 10 fois plus grande, l'écart moyen n'a plus été que de 0,5 p. 100, avec un maximum de 4,3 et une moyenne de maxima de 1,29 seulement. Le gain a donc été très notable : puisque l'écart moyen était devenu 7,8 fois plus faible, et la moyenne des écarts maxima 5,1 fois.

Pour prendre le premier grossissement, le plus fort, on devra donc tirer le tube de tirage le plus possible, tant que les images des divisions micrométriques seront assez nettes pour pouvoir être mesurées très exactement; tandis que, pour le second grossissement, pour le plus faible, on abaissera complètement le tube de tirage. Le mieux est d'avoir, je l'ai déjà dit, deux microscopes, l'un ayant un tube de longueur ordinaire, l'autre un tube très court. J'ai pu avoir ainsi des grossissements spécifiques obtenus avec des grossissements pris à des distances de 1 décimètre; ce qui, outre l'avantage d'une précision plus grande, a encore celui de simplifier les calculs (v. p. 304).

Il est utile aussi de ne pas se contenter d'une seule évaluation pour chacun des deux grossissements qui servent à calculer le grossissement spécifique, alors même qu'ils auraient été pris à de grandes distances; mieux vaut en faire au moins deux à des distances plus ou moins rapprochées pour en prendre la moyenne; et l'on gagne encore en exactitude. Ainsi, dans les expériences de contrôle dont je viens de parler, en faisant deux évaluations au lieu d'une pour chaque grossissement, l'écart moyen, par rapport à la moyenne générale qui, avec une seule évaluation, était de 0,5 p. 100, n'a plus été avec deux évaluations à 10 centimètres de distance que de 0,3 p. 100 dans une série et de 0,1 p. 100 seulement dans une autre; la moyenne des écarts maxima a été seulement de 0,94 p. 100, moins de 1 p. 100, au lieu de 1,29 p. 100.

Les chiffres d'écarts que je viens d'indiquer ont été obtenus alors que je n'avais pas encore un outillage aussi bien approprié que l'est celui que j'ai décrit plus haut. Je n'ai pas recommencé avec ce dernier toutes les séries d'épreuves que j'avais faites avec le précédent, mais quelques-unes seulement; elles ont suffi pour me montrer, comme il fallait s'y attendre, que les résultats étaient beaucoup plus précis; même en ne prenant pas des moyennes pour chaque grossissement et en ne laissant pas entre eux d'aussi grandes distances. Il est bon cependant de continuer à prendre toutes ces précautions, si l'on veut avoir une plus grande certitude d'exactitude.

Notation par le grossissement spécifique. — Voici les résultats que j'ai obtenus en opérant ainsi avec les quelques anciens objectifs de Verick dont j'ai précédemment donné les graphiques. J'ai pris le décimètre comme unité de distance entre l'image et le foyer postérieur et n'ai consacré que la première décimale dans les nombres trouvés; je vais dire pourquoi :

N° des objectifs. —	Grossissement spécifique. —
0	3,7
2	10,4
4	23,2
7	36,4
8	44,4

Tels seraient les chiffres qui, dans la notation projetée, serviraient tout d'abord à désigner les objectifs. Ils représentent, je le rappelle, le degré d'écartement de la caractéristique par l'indication du grossissement produit à 1 décimètre du foyer postérieur; ils montrent qu'à cette distance l'objectif n° 0 grossit 3,7 fois; le n° 2, 10,4 fois, etc.; c'est-à-dire qu'un objet de 1 millimètre aurait une image de 3 mm. 7 avec l'objectif 0, de 10 mm. 4 avec le n° 2, etc.

J'ai rapporté ces grossissements au décimètre et non pas au mètre, ce qui eût paru plus logique, pour plusieurs raisons : C'est, en premier lieu, que la distance de 1 mètre est beaucoup plus grande que celle à laquelle se trouve habituellement l'image réelle avec nos modèles courants de miscroscope, 6 fois plus environ. Les objectifs se trouveraient donc désignés par des grossissements qui seraient environ 6 fois plus considérables que ceux qui se produisent dans la pratique courante; il y aurait par conséquent un désaccord très notable entre la notation et la réalité des grossissements que l'on aurait sous les yeux. En prenant le décimètre comme unité de distance, les chiffres sont, il est vrai, un peu trop faibles, mais ils le sont de 1,5 à 2 fois tout au plus; on est donc, avec cette unité de distance, beaucoup plus près de la réalité, trois fois plus environ.

Autre raison : si l'on évalue plusieurs fois de suite le grossissement spécifique d'un même objectif, on n'obtient pas exacte-

ment les mêmes chiffres, quelque soin qu'on y mette; nous l'avons vu plus haut. Or les écarts, quand on prend le mètre comme unité de distance, se trouvent porter sur les unités, dès que les objectifs sont un peu forts; en sorte que si l'on n'est pas bien au courant du degré d'exactitude obtenu, on peut croire à une plus grande exactitude que celle qui existe en réalité. Tandis qu'en prenant le décimètre, on a toute chance d'avoir des unités parfaitement exactes, les différences ne se trouvant plus alors porter que sur les décimales.

Enfin, si l'on prenait le mètre comme unité de distance, les objectifs se trouveraient désignés par des chiffres beaucoup plus élevés que ceux auxquels nous sommes habitués; ainsi les objectifs Vérick n°s 7 et 8 cités plus haut seraient désignés par les chiffres 364 et 444. En prenant le décimètre, les chiffres sont dix fois moins élevés, et choquent moins nos habitudes.

Il ne faudrait pas cependant attacher trop d'importance à cette question de choix d'unité de distance; attendu que les chiffres restent les mêmes, que l'on prenne le mètre ou le décimètre, il n'y a de différence que dans la position de la virgule, et il suffit d'être prévenu de l'unité choisie ainsi que du degré de précision obtenu.

Dans les chiffres qui représentent les grossissements spécifiques, je n'ai conservé que la première décimale, parce que les autres sont sujettes à des écarts trop considérables et par conséquent trop incertaines. Si j'ai conservé la première, c'est qu'elle est beaucoup plus sûre, surtout avec les objectifs faibles, et qu'elle précise l'indication donnée par les unités. Ainsi l'objectif 0 est plus exactement représenté par le chiffre 3,7 que par le chiffre 3. Puis, pour plus d'exactitude, il est bon de forcer le chiffre de cette première décimale quand la deuxième dépasse 0,5.

Rapport du grossissement spécifique avec la puissance, la distance focale et le nombre de dioptries. — Je l'ai déjà dit, et nous en aurons bientôt la preuve (p. 316), le grossissement produit par les objectifs à 1 décimètre de distance de leur foyer postérieur correspond exactement à ce que l'on appelle en phy-

sique leur puissance, celle-ci étant supposée rapportée également au décimètre. Il s'ensuit que la notation nouvelle que je propose indiquerait la puissance des objectifs en même temps que leur grossissement spécifique.

Il s'ensuit encore, la puissance étant l'inverse de la distance focale, qu'il suffit de prendre l'inverse de ces chiffres pour avoir la distance focale des objectifs; ce que l'on obtient en divisant 1 décimètre, l'unité de longueur à laquelle ont été rapportés le grossissement spécifique et la puissance, par ce grossissement ou cette puissance. Ainsi, l'objectif Verick n° 0, dont le grossissement spécifique est de 3,7, a une distance focale de 1 décimètre divisé par 3,7, soit 27 millimètres ; et l'objectif Verick n° 8, dont le grossissement spécifique est de 44,4, a une distance focale de 1 décimètre : 44,4 = 2,25 millim. Nous avons vu d'autre part, page 296, que le grossissement par unité de distance était l'inverse de la distance par unité de grossissement ou de la distance qui existe entre le foyer postérieur et le lieu où le grossissement est égal à 1 ; cette dernière distance est donc l'inverse de la puissance et l'égale de la distance focale. Tout ceci peut d'ailleurs se constater sur des graphiques bien faits des séries de grossissements.

Autre rapport intéressant : la dioptrie est, on le sait, la puissance d'une lentille ayant une distance focale de 1 mètre; et comme les puissances sont les inverses des distances focales, des lentilles de 2, 3, 4 dioptries sont des lentilles dont les distances focales sont 2, 3, 4 fois plus petites que 1 mètre ; donc pour avoir le nombre de dioptries d'une lentille, ou d'un système centré quelconque, dont on connaît la distance focale, il suffit de diviser 1 mètre par cette distance focale. Si nous faisons ainsi pour les objectifs Verick précités, nous voyons que pour le n° 0, par exemple, le nombre de dioptries est de 1 mètre : 27 millimètres = 37, et que pour le n° 8 il est de 1 mètre : 2,25 millim. = 444; c'est-à-dire qu'il suffit de multiplier par 10 les chiffres indiquant le grossissement spécifique pour avoir le nombre de dioptries. Autrement dit, le nombre des dioptries correspond au grossissement spécifique produit à 1 mètre de distance du foyer postérieur de l'objectif et c'est

pourquoi il est 10 fois plus fort que celui produit à 1 décimètre.

Enfin, et nous en aurons également la preuve plus loin (p. 323), si, au lieu de mutiplier par 10 les chiffres qui désignent les objectifs, on les divise par 100, on obtient la tangente de l'angle que forment entre eux l'axe optique et la caractéristique, angle que l'on pourrait appeler angle caractéristique. Ainsi, la tangente de l'angle caractéristique serait de 0,037 chez l'objectif Verick n° 0 dont le grossissement spécifique est de 3,7, et de 0,444 chez le n° 8 dont le grossissement spécifique est de 44,4.

Le grossissement spécifique étant ainsi en rapports étroits avec la puissance, la distance focale, le nombre des dioptries et la tangente de l'angle caractéristique, il en résulte que, s'il sert à désigner les objectifs microscopiques, ceux-ci se trouveront par celà même facilement comparables aux autres instruments d'optique qui sont désignés par l'une ou par l'autre de ces diverses valeurs.

Notation en dioptries. — A propos des dioptries dont nous venons de parler, une question intéressante se pose : puisque la notation en dioptries, imaginée pour les verres de lunettes et de lorgnons a été reconnue très commode et qu'elle est maintenant adoptée partout et par tous, n'y aurait-il pas lieu de l'étendre également aux objectifs microscopiques? On aurait cet avantage que tous ces divers appareils d'optique, isolés jusqu'ici par leur notation, se trouveraient au contraire réunis par elle sous une même commune mesure et seraient encore plus facilement comparables : soit par exemple un lorgnon de 4 dioptries et demie, on voit de suite que l'objectif Verick n° 8 qui a 444 dioptries a une puissance environ 100 fois plus grande que celle de ce lorgnon.

Il y a dans cette question une question de fait et aussi une question de mot. La question de fait revient à celle-ci : est-il préférable de rapporter le grossissement spécifique au mètre, ce qui aurait lieu avec la notation en dioptries, ou bien de le rapporter au décimètre, ainsi que je l'ai proposé plus haut? J'ai dit les inconvénients qu'il y aurait à prendre le mètre (v. p. 309). Je n'y reviendrai pas.

La question de mot est celle-ci : lequel est préférable du mot

dioptrie ou des mots grossissement spécifique, grossissement par unité de distance, grossissement à l'unité de distance du foyer postérieur de l'objectif? Ces derniers sont, il me semble, plus significatifs; mais ils ont l'inconvénient d'être nouveaux et encore inconnus; tandis que celui de dioptries a le grand avantage d'être relativement ancien, d'être bien connu et très employé.

Il y aurait donc avantage et inconvénient d'un côté comme de l'autre. Il me semble cependant qu'on pourrait conserver les avantages de la notation en dioptries, et ceux de la notation rapportée au décimètre, en prenant comme unité dioptrique pour les objectifs microscopiques, non plus la dioptrie qui correspond à une longueur focale de 1 mètre, mais son unité décimale supérieure, la déca-dioptrie, laquelle se trouverait alors correspondre à une longueur focale de 1 décimètre. De cette façon les objectifs seraient toujours désignés par des chiffres indiquant le grossissement produit à 1 décimètre de leur foyer postérieur; et cependant l'idée et le mot de dioptrie n'en seraient pas moins conservés; on saurait, sans qu'on ait besoin de le dire, que pour avoir le nombre de dioptries, il suffit de multiplier le chiffre par 10, d'avancer la virgule d'un rang.

Cette proposition surprendra peut-être au premier abord, mais, qu'on veuille bien y réfléchir, en l'adoptant, on ne ferait rien d'extraordinaire, on ne ferait au contraire que se conformer à cette règle générale, adoptée dans tous les ordres de mesure, qui est de prendre comme unité de mesure l'unité décimale étant le plus en rapport avec la grandeur des valeurs que l'on a à mesurer. C'est ainsi que pour les mesures de longueur, par exemple, l'on prend, au lieu du mètre, tantôt des unités plus grandes, comme le kilomètre, comme le myriamètre; tantôt des unités plus petites, comme le centimètre, le millimètre, le millième de millimètre, ou millionimètre, ou micron.

Ce n'est là toutefois qu'une question d'ordre secondaire; l'important est de s'entendre sur le principe même de la notation; car alors, je l'ai déjà dit et je le répète : les chiffres restent les mêmes, il n'y a de différence que dans la position de la virgule,

il suffit d'être prévenu de l'unité choisie et du degré de précision obtenu.

Les rapports intimes qui existent entre le grossissement spécifique d'une part et de l'autre : la puissance, la distance focale, le nombre de dioptries, la tangente de l'angle caractéristique et cet angle, sont des plus instructifs.

Ils nous montrent d'abord que les procédés que j'ai indiqués pour évaluer le grossissement spécifique, celui par les graphiques et celui par les deux grossissements peuvent également servir à évaluer ces diverses valeurs. Ainsi la puissance, le nombre de dioptries, la tangente de l'angle caractéristique peuvent être donnés par l'une ou l'autre des deux formules :

$$\frac{G - g}{\delta} \quad \text{et} \quad \frac{I - i}{O\,\delta}$$

tandis que la distance focale serait donnée par leurs inverses :

$$\frac{\delta}{G - g} \quad \text{et} \quad \frac{O\,\delta}{I - i},$$

il n'y aurait qu'à placer les virgules comme il faut.

Réciproquement, les procédés et appareils qui permettent d'évaluer la puissance, la distance focale, le nombre des dioptries, l'angle caractéristique, peuvent servir à déterminer le grossissement spécifique, et par conséquent à établir la notation que je propose. Rappeler ces procédés et les appareils serait sortir de mon cadre; je citerai seulement le focomètre Weiss et le focimètre Legros, parce qu'ils sont tout spécialement destinés aux objectifs microscopiques et ne me semblent pas aussi connus qu'ils mériteraient de l'être.

Focomètre Weiss. — Le focomètre Weiss a l'aspect extérieur d'un oculaire micrométrique à vis dont le tube, c'est-à-dire la partie qui pénètre dans le microscope, serait beaucoup plus long que dans les modèles ordinaires. Cet appareil se compose en effet de deux parties : une supérieure, qui est bien un oculaire micromé-

1. *Comptes rendus de la Société de Physique*, 1895, p. 35. — M. Weiss a eu l'obligeance de me faire connaître, puis de mettre à ma disposition son focomètre; je tiens à l'en remercier, ainsi que des précieuses indications qu'il a bien voulu me donner.

trique à vis du type Ramsden; et une inférieure, qui est formée par un tube à l'extrémité inférieure duquel sont deux lentilles convergentes. Elles doivent former un système centré ayant très exactement dix dioptries, ayant donc une distance focale de 1 décimètre juste; elles doivent aussi être placées de façon telle que leur plan focal postérieur coïncide exactement avec le plan de mouvement du fil mobile de l'oculaire; aussi, pour qu'une image se produise au niveau du fil, faut-il que les rayons qui arrivent à ces lentilles soient parallèles entre eux, comme s'ils venaient de l'infini; autrement dit, lentilles et oculaire forment ensemble une lunette astronomique.

Cet appareil se pose sur le microscope comme si c'était un oculaire micrométrique ordinaire; l'objectif dont on veut savoir la distance focale se visse comme d'habitude sur le microscope; et, sur la platine, on place un micromètre objectif convenable. Cela fait, on commence par bien mettre au point le micromètre oculaire, puis le micromètre objectif. Pour qu'il en soit ainsi avec ce dernier, il faut évidemment qu'il se trouve juste au foyer antérieur de l'objectif; puisque, nous venons de le dire, les rayons venus d'un point quelconque de l'objet doivent sortir de l'objectif parallèlement entre eux, afin d'arriver sur les lentilles du focomètre parallèlement entre eux, comme s'ils venaient de l'infini.

On n'a plus alors qu'à évaluer le grossissement obtenu, c'est-à-dire à mesurer avec l'oculaire micrométrique l'image d'un certain nombre de divisions du micromètre objectif, puis à diviser la longueur de l'image par la longueur correspondant aux divisions objectives visées. Dans la pratique, il est plus commode de prendre comme longueur objective une unité métrique, c'est-à-dire celle donnée par une, dix ou cent divisions objectives; parce qu'alors les dimensions de l'image donnent d'emblée le grossissement, on n'a donc à faire qu'une simple lecture. Le grossissement ainsi obtenu n'est autre que la puissance, et il suffit d'en prendre l'inverse pour avoir la distance focale.

Voici, sommairement expliqué, comment et pourquoi ce grossissement se trouve exprimer la puissance de l'objectif. Représentons (fig. 7) par XY l'axe optique de tout l'ensemble,

par une lentille mince OO l'objectif, par une autre lentille mince LL le système des deux lentilles, par MM le plan du micromètre oculaire et enfin par AB la longueur objective connue [1].

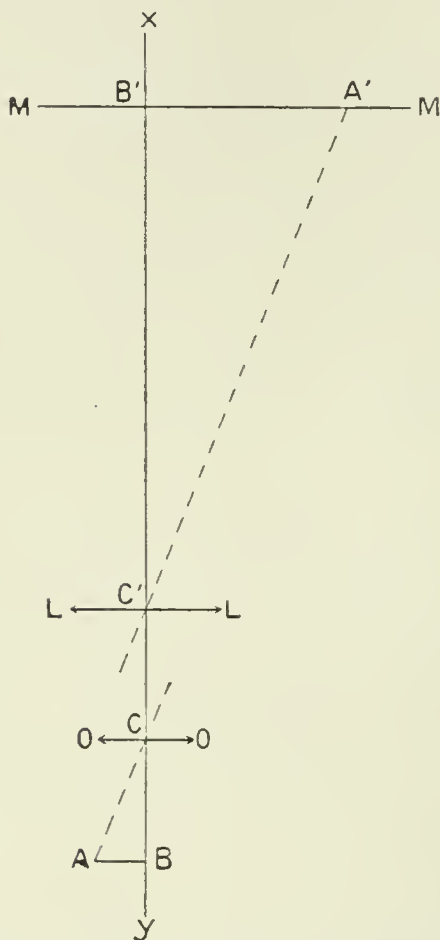


Fig. 7. — *Théorie du focomètre Weiss.* — OO, l'objectif dont on cherche la distance focale, représenté par une lentille mince ; C, son centre optique ou plutôt ses points principal et nodal antérieurs ; CB, sa distance focale ; LL, les deux lentilles du focomètre représentées par une seule lentille mince ; C', leur centre optique ou plutôt leurs points principal et nodal postérieurs ; C'B', leur distance focale égale à un décimètre ; XY, axe principal de l'objectif et des deux lentilles ; MM, micromètre placé au foyer des deux lentilles ; AB, objet situé au foyer antérieur de l'objectif ; A'B', image de l'objet se produisant au foyer postérieur des deux lentilles, au niveau du micromètre ; AC, axe secondaire parti de A et passant par C, le centre optique de l'objectif ; C'A' axe secondaire correspondant, passant par C', le centre optique des deux lentilles, et formant l'image de A en A'.

Le micromètre objectif se trouvant au plan focal antérieur de l'objectif, et le micromètre oculaire au plan focal postérieur des deux lentilles, il est évident, d'après ce qui vient d'être dit, que l'extrémité B de la longueur objective se trouvant au foyer antérieur de l'objectif, se formera en B', au foyer postérieur des deux lentilles, sur le plan du fil micrométrique. Pour savoir où se formera l'image de A, l'autre extrémité de la longueur objective, il faut mener l'axe secondaire qui, partant de ce point, passe par C, le centre optique de l'objectif. Cet axe secondaire donne la direction des rayons qui sortent parallèlement de l'objectif pour se rendre aux deux lentilles. Il donne donc la direction, de l'axe secondaire correspondant à celui-ci qui passe par C', le centre optique des deux lentilles, et va former l'image de A à son point de rencontre avec le plan focal MM, c'est-à-dire en A'. Il s'ensuit que A'B' sera l'image de AB.

Or AB et A'B' forment, avec les distances focales BC et B'C', les triangles ABC et A'B'C' qui sont semblables entre eux, comme

1. Il est bien entendu que les objectifs microscopiques examinés, comme aussi les deux lentilles du focomètre, sont plutôt comparables à des lentilles épaisses qu'à des lentilles minces ; en sorte que dans la réalité, l'axe secon-

ayant leurs angles égaux. Leurs bases AB et A′B′ sont donc entre elles comme leurs hauteurs BC et B′C′.

On a donc : $$\frac{A'B'}{AB}=\frac{B'C'}{BC}$$

Mais le rapport $\frac{A'B'}{AB}$ étant la longueur de l'image divisée par celle de l'objet, représente le grossissement g. Nous savons d'autre part que B′C′ est la distance focale du système de deux lentilles et qu'elle est égale à 1 décimètre; tandis que BC est la distance focale de l'objectif que nous représentons par f. L'équation précédente revient donc à celle-ci :

$$g=\frac{1}{f}$$

et comme $\frac{1}{f}$ est la formule de la puissance, nous voyons que le grossissement g donné par l'appareil est bien égal à la puissance, celle-ci étant rapportée au décimètre.

On peut prouver de plus, et la figure le montre suffisamment, que le grossissement g est le grossissement produit sur une longueur de 1 décimètre, ce que j'ai appelé le grossissement spécifique; d'où il s'ensuit que ce grossissement spécifique est bien, comme je l'ai avancé, l'égal de la puissance et l'inverse de la distance focale.

J'ai tenu d'ailleurs à m'en assurer expérimentalement et j'ai examiné avec le focomètre Weiss les mêmes objectifs que j'avais précédemment examinés avec le procédé des deux grossissements que j'ai précédemment indiqué. Les résultats ont été, soit exactement les mêmes, soit avec des différences qui étaient tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre, et ne dépassant pas celles que l'on peut constater quand on examine plusieurs fois de suite le même objectif avec l'un ou l'autre des deux procédés, différences qui rentraient par conséquent dans les limites d'erreur.

daire qui part du point A, se comporte comme s'il arrivait non pas au centre optique de l'objectif, mais à ses points principal et nodal antérieurs; de même, pour l'axe secondaire correspondant qui aboutit à A′, il se comporte comme s'il partait, non pas du centre optique des deux lentilles du focomètre, mais de leurs points principal et nodal postérieurs.

Au début de mes recherches, alors que je n'avais pas encore un très bon outillage, ces différences étaient déjà peu considérables; maintenant que j'ai à ma disposition des appareils plus précis, elles le sont encore moins. Ainsi avec des objectifs faibles dont le grossissement spécifique est représenté par un seul chiffre d'unités, les divergences sont négligeables : elles ne portent que sur la décimale, sont rares et ne dépassent pas 0,1. Avec des objectifs plus forts donc le grossissement spécifique est représenté par un chiffre de dizaines et un d'unités, les divergences dans les unités sont rares et ne dépassent pas 1, celles de la décimale ne dépassent que rarement 0,5 et sont en moyenne inférieures à 0,25.

L'expérimentation comme la théorie montrent donc que la puissance donnée par le focomètre Weiss correspond exactement au grossissement spécifique donné par le procédé des deux grossissements. On peut donc employer l'un aussi bien que l'autre pour évaluer la puissance ou le grossissement spécifique, pour établir la notation que je propose.

Lequel des deux moyens est le plus avantageux? La similitude des résultats obtenus prouve qu'ils se valent au point de vue de l'exactitude. Mais, au point de vue de la pratique, celui par le focomètre Weiss est évidemment beaucoup plus rapide, et plus facile puisqu'il n'exige qu'une seule opération; toutefois, si l'on ne s'en tient pas à la seule évaluation de la puissance du grossissement spécifique, si on la complète par celle du siège du foyer postérieur, ce qui, nous le verrons, est très utile, il faut procéder en plus à une évaluation de grossissement.

Il a par contre l'inconvénient de nécessiter un appareil spécial, qui n'est pas entre les mains de tous les micrographes, comme peut l'être un oculaire micrométrique, fût-il à vis. C'est de plus un appareil de construction et de réglage assez délicats; en sorte que l'observateur se trouve avec lui plus à la merci des constructeurs et moins maître de son exactitude, qu'avec les oculaires micrométriques qui sont, eux, de construction beaucoup plus facile et partant plus certaine.

Il est toutefois des focomètres qui, tout en n'étant pas construits comme il faut, peuvent cependant donner des résultats exacts.

J'en ai un, par exemple, qui donne des chiffres trop forts quand il est placé près de l'objectif, trop faibles quand il est placé plus loin ; mais il est une distance à laquelle il donne des résultats exacts, concordant bien avec ceux obtenus par le procédé des deux grossissements. Il suffit donc, avec un focomètre ayant ce défaut, de le placer à la distance à laquelle il donne des résultats exacts.

Il me semble donc que, si l'on adopte la notation que je propose, c'est le focomètre Weiss que devront employer les constructeurs, en raison du grand nombre d'objectifs qu'ils ont à numéroter. Ils devront seulement prendre la précaution de commencer par vérifier leurs appareils une première fois pour toutes, et c'est en cela seulement que le procédé des deux grossissements pourrait leur être utile.

Par contre, le procédé par les deux grossissements serait préférable pour les micrographes, puisqu'ils pourraient établir, ou vérifier, la notation de leurs quelques objectifs sans appareil spécial, en se servant tout simplement des oculaires micrométriques qu'ils ont ou qu'ils peuvent avoir plus facilement à leur disposition.

J'ai obtenu un focomètre Weiss excellent, en faisant ajouter, au nouveau modèle d'oculaire micrométrique à vis que j'ai décrit plus haut, un tube qu'on peut mettre en place ou enlever à volonté, et qui porte à son extrémité inférieure, à la distance voulue, les deux lentilles du focomètre Weiss. Ce modèle d'oculaire étant plus précis, le focomètre ainsi obtenu y gagne d'autant en précision.

Focimètre Legros[1]. — Le focimètre du commandant Legros est construit sur un tout autre principe que le focomètre Weiss. Il se compose d'une courte colonne verticale qui est montée sur un pied circulaire, et peut tourner sur celui-ci suivant son axe. Un cercle divisé et un vernier permettent de savoir très exactement de combien cette colonne a tourné. A son extrémité supérieure se trouve un manchon dans lequel passe une tige horizontale que l'on peut faire avancer ou reculer à l'aide

1. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 3 août 1903 et *Revue des Sciences photographiques*, 1904, n°s 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8.

d'une crémaillère et d'un pignon de commande. Cette tige horizontale joue le rôle d'un banc optique; elle porte deux supports que l'on peut faire avancer ou reculer sur elle à l'aide également de crémaillères et de pignons.

Sur l'un de ces supports on visse l'objectif que l'on veut examiner; il s'y trouve placé horizontalement, sa lentille frontale dirigée du côté de l'autre support. Sur celui-ci est un microscope qui est également placé horizontalement et bien dans l'axe de l'objectif. Ce second support sert de pied au microscope, lequel se compose uniquement d'une platine et d'un tube, avec mouvement lent et mouvement rapide pour la mise au point. Il est muni d'un oculaire et d'un objectif.

Sur la platine, on place un micromètre objectif convenable, sa face divisée tournée non du côté du microscope, mais du côté de l'objectif à examiner, et on le met au point du microscope. On vise alors une ligne verticale, qui doit être assez éloignée pour qu'on puisse la considérer sans erreur notable, comme étant à l'infini; et l'on avance ou recule l'objectif à examiner, jusqu'à ce que l'image de cette ligne se forme juste au niveau du micromètre et soit par conséquent nettement visible au microscope, en même temps que le micromètre. On fait ensuite avancer ou reculer la tige horizontale avec tout ce qu'elle porte : supports, objectif à examiner et microscope, de façon que le point nodal antérieur de l'objectif se trouve autant que possible bien dans l'axe de rotation de la colonne; les résultats ne seraient pas exacts s'il en était autrement.

Tout étant ainsi disposé, on fait tourner l'appareil sur son pied de façon que l'image de la ligne verticale visée corresponde exactement à la division du micromètre objectif qui occupe le centre du champ microscopique. Puis on le fait tourner à nouveau, d'un côté puis de l'autre, mais cette fois dans le but de faire coïncider l'image de la ligne verticale avec deux divisions symétriquement placées de chaque côté de la médiane, et aussi éloignées que possible de celle-ci. On note alors l'intervalle compris entre ces deux divisions latérales, ainsi que le déplacement angulaire qu'il a fallu faire subir à l'appareil dans cette dernière manœuvre.

Si l'on représente par $2l$ l'intervalle entre les deux divisions latérales, par 2α l'angle de déplacement, la distance focale sera donnée par la formule :

$$f = l \cot g \alpha,$$

et la puissance P par :

$$P = \frac{tg \alpha}{l}.$$

Pour expliquer simplement comment il en est ainsi, supposons (fig. 8) un plan horizontal passant par XY, l'axe optique de tout l'ensemble, et représentons par O l'objectif au niveau

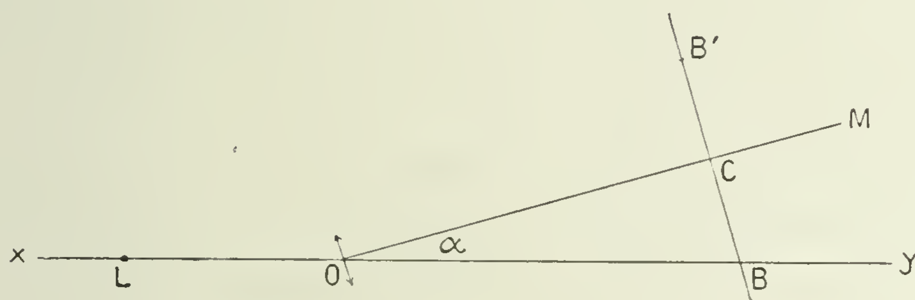


Fig. 8. — *Théorie du focimètre Legros.* — XY, axe optique ; L, coupe de la ligne verticale visée supposée à l'infini O, point nodal antérieur de l'objectif dont on cherche la distance focale et axe de rotation de l'appareil ; BB', micromètre objectif ; C. division centrale de ce micromètre B et B' divisions latérales symétriques ; M, microscope examinant le micromètre et l'image de la ligne L ; α, déviation angulaire qu'il a fallu faire subir à l'appareil pour que l'image de L passe de C en B.

de son point nodal antérieur, par α l'angle dont a tourné l'appareil pour que l'image de la ligne verticale aille de la division médiane C à l'une ou l'autre des divisions latérales B ; admettons enfin que la division latérale B se trouve dans l'axe et la division médiane C sur le côté à la distance l. Les points O C B forment un triangle-rectangle, et la tangente de son angle α est donnée, comme on le sait, par la formule :

$$tg \alpha = \frac{BC}{OC}$$

Mais BC est la distance l comprise entre la division médiane et l'une ou l'autre des deux divisions latérales. OC peut être considéré comme étant la distance focale f de l'objectif, si la ligne visée est suffisamment éloignée. La formule précédente devient donc :

$$tg \alpha = \frac{l}{f}$$

d'où l'on tire d'une part la distance focale :

$$f = \frac{l}{tg\,\alpha} = l\,cotg\,\alpha$$

et d'autre part la puissance :

$$P = \frac{1}{f} = \frac{tg\,\alpha}{l}$$

Cet appareil est évidemment de construction et d'emploi plus compliqués que le focomètre Weiss, mais il doit être également très exact quand on prend toutes les précautions voulues.

Évaluation du degré d'écartement de la caractéristique par la mensuration de l'angle caractéristique. — Nous avons vu précédemment que le degré d'écartement de la caractéristique, cause principale du pouvoir grossissant des objectifs, pouvait être évalué et représenté non seulement par l'écartement ou le grossissement produit à chaque unité de distance, mais encore par l'angle que forment entre eux l'axe principal et la caractéristique, par l'angle caractéristique. Cet angle pourrait donc servir, comme le grossissement spécifique, à désigner les objectifs. Étudions cette seconde solution.

Et d'abord comment évaluer cet angle? On pourrait le mesurer tout simplement avec un rapporteur sur des graphiques de grossissements établis avec soin, mais il vaut mieux le déduire du grossissement spécifique évalué par l'un ou l'autre des procédés sus-indiqués. Voici comment.

Si l'on se reporte à la figure 5 (p. 298) qui représente les caractéristiques d'un certain nombre d'objectifs de forces diverses, on voit que les traits horizontaux interrompus qui expriment en millimètres les grossissements spécifiques, forment avec l'axe et chaque caractéristique autant de triangles rectangles ayant pour base le trait interrompu figurant le grossissement spécifique, pour hauteur la distance conventionnelle de 1 décimètre et pour sommet l'angle caractéristique. Il en résulte que, pour arriver à connaître la tangente de cet angle, et par conséquent cet angle, on n'a qu'à diviser la base, le grossissement spécifique exprimé en millimètres, par la hau-

teur, par un 1 décimètre; ce qui revient tout simplement à diviser le grossissement spécifique par 100. Ainsi, pour l'objectif Verick 0, dont le grossissement spécifique est de 3,7, la tangente est de 0,037; pour le n° 8, dont le grossissement spécifique est de 0,44, la tangente est de 0,444. C'est comme si, au lieu de rapporter le grossissement spécifique au décimètre, on le rapportait au millimètre. Connaissant la tangente on n'a plus qu'à calculer l'angle qui lui correspond.

Voici les angles que j'ai obtenus avec les mêmes objectifs que précédemment : 1° en les déduisant des grossissements spécifiques; 2° en les mesurant avec le rapporteur sur les graphiques ci-dessus donnés page 298; ce qui donne des résultats très voisins.

Numéros des objectifs.	Tangente de l'angle caractéristique.	ANGLES	
		Calculés.	Mesurés.
0	0,037	2°,7′	+ 2°
2	0,104	5°,56′	— 6°
4	0,232	13°,4′	... 13°
7	0,363	19°,57′	... 20°
8	0,444	23°,56′	... 24°

Une telle désignation serait certainement aussi précise, aussi significative, que celle par le grossissement spécifique ou par les dioptries; mais elle serait moins simple à établir, puisqu'il faudrait évaluer les grossissements spécifiques, par l'un des procédés sus-indiqués, et, au lieu d'en rester là, les considérer comme des tangentes et calculer les angles auxquels elles correspondent.

De plus, cette façon de représenter la puissance des objectifs n'aurait pas l'avantage de donner d'emblée la puissance, le nombre des dioptries, ni, par des calculs aussi simples, la distance focale et, comme nous le verrons plus loin, les grossissements produits à telle ou telle distance; puisque, pour en déduire ces valeurs, il faudrait commencer par calculer le grossissement spécifique, c'est-à-dire la tangente correspondant à ces angles, donc faire un calcul inverse de celui qu'il aurait fallu faire pour obtenir cet angle. Il vaut évidemment mieux s'en tenir à la notion du grossissement spécifique.

5° Détermination du siège du foyer postérieur des objectifs.

Mesure de la distance comprise entre le foyer postérieur et la face postérieure de l'objectif. — Évaluation des grossissements produits à des distances déterminées de l'objectif et des distances donnant tel grossissement voulu. — Détermination des points principal et nodal postérieurs des objectifs. — Établissement des graphiques des objectifs.

Nous avons vu précédemment que la grandeur des grossissements produits par les objectifs à égalité de distance ne dépend pas uniquement du degré d'écartement de la caractéristique, mais encore du siège de leur foyer postérieur; puisque les grossissements ne commencent à se produire qu'à partir de ce foyer, et que ces foyers sont à des distances très différentes selon les objectifs. Quoique cette seconde cause de grossissement ait une importance beaucoup moindre que la première, il ne faut pas moins en tenir compte dans la notation, si l'on veut avoir une juste idée du pouvoir grossissant des objectifs et être à même d'acquérir certaines notions très intéressantes que je vais dire.

Évaluation de la distance foco-faciale postérieure. — Pour déterminer le siège de ce foyer postérieur, il m'a paru que le mieux était d'évaluer la distance qui existe entre ce foyer et la face postérieure de l'objectif, distance que, pour la simplicité du langage, j'appellerai *foco-faciale postérieure*; mais, nous l'avons vu, les graphiques nous l'ont appris, ce foyer postérieur se trouve tantôt plus ou moins loin en arrière de cette face postérieure (objectifs faibles), tantôt au contraire plus ou moins en avant d'elle, donc à l'intérieur même des objectifs (objectifs forts).

La distance foco-faciale postérieure de l'objectif doit donc être comptée à partir de cette face, tantôt en arrière d'elle, tantôt en avant; et il est nécessaire d'indiquer le sens dans lequel on doit le compter pour éviter toute erreur à ce sujet. Pour cela, il m'a semblé que le plus simple était de faire suivre le chiffre donnant cette distance d'un indice : de la lettre *p* (*post*) quand elle doit

être comptée en arrière, de la lettre *a* (*ante*) quand elle doit l'être en avant. On pourrait évidemment employer d'autres moyens, par exemple ajouter au chiffre un signe positif dans un cas, négatif dans l'autre; c'est ce que j'ai essayé, mais j'ai trouvé que c'était moins sûr.

La distance foco-faciale postérieure de l'objectif peut être évaluée de diverses façons. On pourrait, comme pour les autres évaluations précédentes, recourir aux graphiques, mais on n'obtiendrait pas ainsi des résultats suffisamment précis; parce que l'axe principal et la caractéristique s'entrecroisent sous des angles assez aigus, surtout quand il s'agit d'objectifs faibles, les lignes qui les représentent se confondent dans une certaine étendue, et il est alors fort difficile de savoir au juste à quel point se fait réellement l'entrecroisement, où siège le foyer.

On pourrait, il est vrai, obtenir un peu plus de précision en employant certains procédés : en cherchant, par exemple, de chaque côté de l'entrecroisement les points où l'écartement est égal et en prenant le milieu de l'intervalle compris entre ces points; ou bien encore, en établissant des graphiques où les grossissements seraient représentés à une échelle relativement plus grande que les distances, où par conséquent l'entrecroisement se ferait sous des angles moins aigus et donnerait ainsi un point mieux défini. On pourrait même combiner ces deux procédés. Ce serait certainement plus précis mais deviendrait assez compliqué.

Mieux vaut recourir au procédé suivant qui suppose connus : le grossissement spécifique γ de l'objectif, un grossissement quelconque g produit par lui, et la distance d comprise entre le lieu du grossissement et sa face postérieure. Nous avons vu précédemment comment on pouvait évaluer ces diverses valeurs. Soient φ la distance foco-faciale postérieure de l'objectif et l celle comprise entre le foyer et le lieu de grossissement, distances qui nous sont inconnues.

S'il s'agit d'un objectif faible dont le foyer est en arrière de la face postérieure de l'objectif, la distance foco-faciale φ_p est évidemment égale à la distance d qui sépare l'objectif du lieu de

grossissement, moins la distance l qui sépare le foyer du lieu de grossissement (voir fig. 9). On a donc :

$$\varphi_p = d - l.$$

La longueur l nous est inconnue, mais nous pouvons la calculer, connaissant les grossissements g et γ; en effet, et nous l'avons déjà dit plus haut (p. 295), le grossissement g est égal au grossissement par unité de distance γ multipliée par le nombre d'unités de distance l; nous avons donc :

$$g = \gamma l, \quad \text{d'où :} \quad l = \frac{g}{\gamma},$$

et si nous introduisons cette valeur de l dans la formule précédente, celle-ci devient :

$$\varphi_p = d - \frac{g}{\gamma}.$$

Que s'il s'agit d'un objectif fort dont le foyer postérieur est en avant de sa face postérieure, la distance φ_p est au contraire égale (fig. 10) à celle qui existe entre le foyer postérieur et le lieu de grossissement, moins celle qui existe entre l'objectif et le lieu de grossissement, on a donc :

$$\varphi_a = l - d$$

et remplaçant l par sa valeur $\frac{g}{\gamma}$ on a :

$$\varphi_a = \frac{g}{\gamma} - d.$$

On peut donc dire d'une façon générale que la distance foco-faciale postérieure d'un objectif est égale à la différence qui existe entre la distance d qui sépare la face postérieure du lieu du grossissement g, et la distance $l = g : \gamma$ qui sépare son foyer postérieur du lieu de grossissement. Si la distance d est plus forte que l, c'est que le foyer se trouve en arrière de la face postérieure; si elle est plus faible, c'est qu'il se trouve en avant.

On pourrait encore calculer la distance foco-faciale postérieure de l'objectif si, au lieu du grossissement par unité de distance γ, on connaissait son inverse : la distance par unité de

grossissement λ, ou, ce qui revient au même, nous l'avons vu plus haut, la distance focale f. En effet l, la distance existante entre le foyer postérieur et le lieu de grossissement g, est donnée, non seulement par le grossissement g divisé par le grossissement à l'unité de distance γ ($l = g : \gamma$), mais encore par le grossissement g multiplié soit par la distance par unité de grossissement λ, soit par la distance focale f, puisque $\lambda = f$.

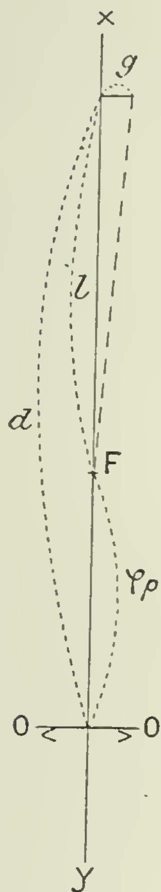


Fig. 9.

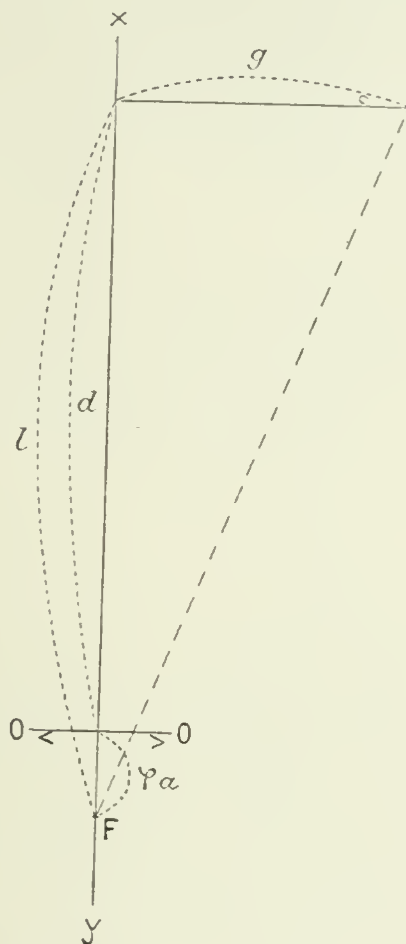


Fig. 10.

Évaluation de la distance comprise entre le foyer postérieur des objectifs et leur face postérieure. — XY, axes principaux des objectifs; OO, leurs faces postérieures; F,F, leurs foyers postérieurs; g, lignes représentant un grossissement quelconque; l, distance entre le lieu de grossissement et le foyer postérieur; d, distance entre le lieu de grossissement et la face postérieure; φ_p, distance entre la face postérieure et le foyer postérieur, celui-ci étant situé en arrière de la face postérieure; φ_a, distance entre la face postérieure et le foyer postérieur, celui-ci étant situé en avant de la face postérieure.

Si donc, dans les deux formules précédentes, nous remplaçons $\frac{g}{\gamma}$ par $g\lambda$ ou par gf, nous avons pour les objectifs faibles, à foyer postérieur à leur face postérieure :

$$\varphi_p = d - g\lambda \quad \text{ou} \quad \varphi_p = d - gf;$$

pour les objectifs forts à foyer antérieur à leur face postérieure :

$$\varphi_a = g\lambda - d \quad \text{ou} \quad \varphi_a = gf - d.$$

La détermination de ces distances foco-faciales est moins certaine que celle des grossissements spécifiques; parce que, ces distances étant en général très petites, d'une façon absolue, les erreurs que l'on a pu commettre dans les évaluations qui servent à déterminer ces distances se trouvent avoir vis-à-vis d'elles une plus grande importance. Ces réserves étant faites, voici les distances foco-faciales que j'ai obtenues avec les mêmes objectifs qui m'ont servi jusqu'ici. Je les fais précéder des grossissements spécifiques, afin de donner de suite une idée complète de la notation nouvelle qui se trouve résulter de ces études.

Numéros des objectifs.	Grossissement à 1 décimètre du foyer postérieur γ.	Distance foco-faciale postérieure de l'objectif φ.
0	3,7	20,4 ^{p}
2	10,4	5,4 ^{p}
4	23,2	0,9 ^{p}
7	36,4	2,4 ^{a}
8	44,4	6,2 ^{a}

Cette indication du siège du foyer postérieur des objectifs venant s'ajouter à celle du grossissement produit à 1 décimètre de leur foyer postérieur constitue une notation à deux chiffres, qui est des plus instructives. Elle nous permet, en effet, comme nous allons le voir · 1° de calculer soit les grossissements que l'objectif est capable de produire à telle ou telle distance déterminée, soit les distances auxquelles ils donnent tel ou tel grossissement voulu; 2° de déterminer le siège des points principal et nodal postérieurs; 3° d'établir, avec plus d'exactitude que par le procédé indiqué précédemment, les graphiques des grossissements produits par les objectifs, graphiques qui sont si démonstratifs et qui, grâce à leur plus grande exactitude, peuvent alors nous renseigner sur ce que sont les objectifs, sur ce qu'ils sont capables de produire.

Évaluation des grossissements produits à des distances déterminées et des distances donnant des grossissements voulus. — Nous avons déjà vu (p. 295) comment on pouvait évaluer le grossissement g produit à une distance déterminée

l, lorsque cette distance est comptée à partir du foyer postérieur de l'objectif : il suffit pour cela de multiplier le premier chiffre de la notation, c'est-à-dire le grossissement spécifique ou grossissement par unité de longueur γ, par la distance l ou nombre d'unités de longueur, ce qui donne :

$$g = l\gamma$$

On pourrait encore, au lieu du grossissement spécifique, faire intervenir, ce qui revient au même, la puissance P, ou le nombre de dioptries, D :

$$g = l\mathrm{P} \quad \text{ou} \quad g = l\,\frac{\mathrm{D}}{10}$$

ou bien la longueur correspondant à l'unité de grossissement λ, ou la distance focale f qui sont l'inverse du grossissement spécifique :

$$g = \frac{l}{\lambda} \quad \text{ou} \quad g = \frac{l}{f}.$$

Mais lorsque les distances sont comptées, ce qui est le cas ordinaire, à partir de la face postérieure de l'objectif, et non plus à partir de son foyer postérieur, le problème est un peu moins simple; et c'est alors que le second chiffre de la notation nous est utile, puisqu'il indique la distance comprise entre la face postérieure de l'objectif et son foyer postérieur, ce qui nous permet de ramener le problème au précédent.

Supposons d'abord qu'il s'agisse d'un objectif faible dont le foyer postérieur se trouve en arrière de la face postérieure à la distance φ_p, donnée par la notation, et soit d la distance en question. Le grossissement ne commençant qu'à partir du foyer postérieur ne se produira que pendant la longueur l comprise entre le foyer postérieur et le lieu du grossissement cherché. Or cette longueur l est évidemment égale à $d - \varphi_p$ (voir fig. 9, p. 327) et si dans la formule $g = l\gamma$ on remplace l par cette valeur on a :

$$g = (d - \varphi_p)\,\gamma.$$

Si, par exemple, l'on veut savoir le grossissement produit à 1 décimètre de distance de l'objectif Verick n° 0, lequel a, la notation nous l'indique, un grossissement spécifique de 3,7 et

un foyer postérieur situé à 20 mm. 4 en arrière de sa face postérieure, on a, en ramenant les longueurs au décimètre qui est pris comme unité pour le grossissement spécifique :

$$g = (1^{\text{déc.}} - 0{,}204)\,3{,}7 = 2{,}97.$$

Supposons maintenant qu'il s'agisse au contraire d'un objectif fort, dont le foyer postérieur se trouve en avant de sa face postérieure; le grossissement se produira pendant la longueur l égale à $d + \varphi_a$ (voir fig. 10, p. 327) et la formule $g = l\gamma$ devient :

$$g = (d + \varphi_a)\,\gamma.$$

Si, par exemple, l'on veut savoir le grossissement produit à 1 décimètre de distance par l'objectif Verick n° 8, dont, comme nous l'apprend la notation, le grossissement spécifique est de 44,4 et dont le foyer est situé à 6 mm. 1 en avant de sa face postérieure, on a :

$$g = (1^{\text{dm.}} + 0{,}061)\,44{,}4 = 47{,}10.$$

Il est également facile de savoir les distances donnant un grossissement voulu; nous avons vu précédemment (p. 295) que s'il s'agit de distances comptées à partir du foyer postérieur, il suffit de diviser le grossissement voulu g par le grossissement spécifique γ donné par la notation; ce qui donne :

$$l = \frac{g}{\gamma}$$

ou encore, ce qui revient au même :

$$l = \frac{g}{\mathrm{P}} \quad \text{et} \quad l = 10\,\frac{g}{\mathrm{D}}.$$

Ou bien encore de multiplier le grossissement soit par la longueur à l'unité de grossissement, soit par la distance focale :

$$l = \lambda g \quad \text{d'où} \quad l = fg.$$

Mais, s'il s'agit de distances comptées à partir de la face postérieur de l'objectif, il faut encore recourir au second chiffre de la notation. — Si l'objectif a son foyer situé en arrière de cette face, la longueur d est évidemment égale à $l + \varphi_p$, et remplaçant l par $\frac{g}{\gamma}$ on a :

$$d = \frac{g}{\gamma} + \varphi_p,$$

tandis que si l'objectif a son foyer postérieur situé en avant d'elle, on a au contraire :

$$d = \frac{g}{\gamma} - \varphi_a.$$

Quoique l'évaluation des distances foco-faciales postérieures soit, comme je le disais plus haut (p. 328), moins sûre, moins précise que des grossissements spécifiques, les formules susdites où entrent ces distances n'en donnent pas moins des résultats relativement très exacts. Il est facile de s'en assurer en comparant les résultats ainsi obtenus à ceux donnés par des évaluations expérimentales directes. Ceci tient vraisemblablement à ce que les erreurs commises dans la détermination de la distance foco-faciale ne sont pas très considérables en elles-mêmes et aussi à ce que les distances, étant d'ordinaire très faibles, se trouvent avoir peu d'influence dans l'ensemble des résultats obtenus.

J'ai déjà fait remarquer que dans la production des grossissements la distance foco-faciale postérieure jouait un rôle moins important que le grossissement spécifique, mais dont il fallait tenir compte (p. 299); les formules susdites nous le montrent bien également. Considérons par exemple celles qui nous donnent les grossissements produits :

$$g = (d - \varphi_p)\gamma \quad \text{et} \quad g = (d + \varphi_a)\gamma;$$

il est bien évident qu'avec des objectifs dont le foyer postérieur est très voisin de leur face postérieure (c'est ce qui arrive avec la plupart des objectifs dès qu'ils sont un peu forts) φ se trouve très petit et n'augmente ou ne diminue d que de fort peu; en sorte que g se trouve peu influencé par φ. Mais dans le cas où le foyer est plus ou moins éloigné de la face postérieure (c'est ce qui a lieu d'ordinaire avec les objectifs faibles, et rarement avec de plus forts), les variations de φ se trouvent alors avoir une influence, certainement moindre que celle de γ, mais assez grande cependant pour qu'il faille en tenir compte.

En voici deux exemples : on en trouvera d'autres en consultant le tableau de la page 341. 1° L'objectif Verick n° 0 a un

grossissement spécifique de 3,7 et son foyer postérieur situé à 20 mm. 4 en arrière de la face postérieure; à la distance de 1 décimètre il produit donc un grossissement de :

$$(1 - 0,204)\,3,7 = 2,97.$$

L'objectif Zeiss *aa*, dont le grossissement spécifique est un peu plus fort, de 3,9, mais dont le foyer postérieur est plus éloigné, à 45 mm., produit par cela seul un grossissement plus faible à distance égale, il est :

$$(1 - 0,45)\,3,9 = 2,14.$$

2° L'objectif Verick n° 2 ayant un grossissement spécifique de 10,4, un foyer postérieur situé à 5 mm. 4 en arrière, donne à un décimètre de distance un grossissement de :

$$(1 - 0,054)\,10,4 = 9,83,$$

tandis que l'objectif Leitz n° 4, qui a un grossissement spécifique plus faible, de 9,8, mais dont le foyer postérieur est à 18 mm. en avant de la face postérieure, donne un grossissement sensiblement plus fort.

$$(1 + 0,18)\,9,8 = 11,56.$$

Cela prouve bien que le siège du foyer postérieur joue son rôle dans les productions des grossissements, c'est-à-dire dans le pouvoir grossissant des objectifs; que la notion de grossissement spécifique, de puissance ou de distance focale ne suffit pas à elle seule pour donner une juste idée du pouvoir grossissant; qu'il faut et qu'il suffit pour cela d'y joindre celle de la distance foco-faciale postérieure, et que, par conséquent, la notation à deux chiffres que je propose est vraiment une nécessité.

Détermination des points nodal et principal postérieurs. — On sait que les points principal et nodal postérieurs sont confondus dans les objectifs qui sont baignés dans l'air par leurs deux faces et qu'ils se trouvent situés en avant du foyer postérieur, à une distance égale à celle de la distance focale. Notre notation à deux chiffres, nous donnant le siège du foyer postérieur et le grossissement spécifique, lequel est l'inverse de

la distance focale, nous permet donc de déterminer le siège commun de ces deux points.

Supposons qu'il s'agisse d'un objectif à foyer postérieur situé en arrière de la face postérieure, la distance focale étant plus grande que celle comprise entre le foyer et la face postérieure, les points principal et nodal postérieurs se trouveront en avant de cette face, à une distance h égale à la différence qui existe entre, d'une part, la distance focale et, de l'autre, la distance foco-faciale postérieure, on aura donc :

$$h = f - \varphi_p = \frac{1}{\gamma} - \varphi_p.$$

Ainsi, l'objectif Verick n° 0 dont le foyer est à 20 mm. 4 en arrière de la face postérieure, dont le grossissement spécifique est de 3,7 et par conséquent la distance focale de 27 mm., a son point principal et nodal antérieur situé à 27 mm. — 20 mm. 4 = 6,6 en avant de sa face postérieure.

S'il s'agit d'un objectif fort qui a déjà son foyer postérieur en avant de la face postérieure, ses points principal et nodal postérieurs se trouveront donc situés encore plus en avant de cette face, à une distance égale à sa distance focale plus celle comprise entre son foyer postérieur et sa face postérieure ; on aura alors :

$$h = f + \varphi_a = \frac{1}{\gamma} + \varphi_a.$$

Ainsi l'objectif Verick n° 8, dont le foyer est à 9 mm. en avant de sa face postérieure, et dont le grossissement est de 44,4 et la distance focale de 2 mm. 2, a ses points principal et nodal postérieurs situés à 6 mm. 1 + 2 mm. 2 = 8 mm. 3 en avant de sa face postérieure [1].

Bien entendu, ce ne sont là que des données approximatives ; parce que, ces distances étant très petites, les erreurs que l'on a pu commettre dans les évaluations de siège du foyer postérieur et aussi dans celles du grossissement spécifique prennent une plus grande importance.

1. On pourrait, par un calcul analogue, déterminer également le siège des points principal et nodal antérieurs par rapport à la face antérieure de l'objectif, si l'on avait déterminé la distance frontale que donne l'objectif, quand on

L'indication du siège des points principal et nodal postérieurs pourrait remplacer celle du siège du foyer postérieur dans la notation des objectifs et l'on pourrait en tirer les mêmes notions intéressantes. Mais il n'y aurait là aucun avantage, au contraire. En effet, nous venons de le voir, pour arriver à déterminer le siège des points principal et nodal postérieurs, il faut avoir déterminé déjà celui du foyer postérieur; ce serait donc une opération à faire en plus et s'exposer à des causes particulières d'inexactitude. Puis, pour en tirer les notions dont je viens de parler, pour savoir par exemple les grossissements produits à telle ou telle distance, il faudrait revenir au siège du foyer postérieur, donc refaire en sens inverse les calculs déjà faits. Il est évidemment plus simple, plus commode de s'en tenir à l'indication du siège du foyer postérieur.

Établissement des graphiques de grossissements. — Cette nouvelle notation permet enfin d'établir les graphiques des grossissements de façon beaucoup plus simple, plus rapide et plus exacte que par le procédé exposé au début de ce travail. On commence encore par tracer une ligne verticale représentant l'axe principal, et, au voisinage de son extrémité inférieure, un petit trait horizontal représentant la face supérieure, postérieure ou de sortie, de l'objectif.

On indique ensuite par un point le siège du foyer postérieur, ce qui est facile puisque le deuxième chiffre de la notation nous indique la distance foco-faciale postérieure de l'objectif et, en même temps, s'il faut la compter en avant ou en arrière de cette face postérieure.

Cela fait, on trace, à 1 décimètre au-dessus de ce foyer, un trait horizontal que l'on fait partir de l'axe principal et auquel on donne une longueur représentant le grossissement spécifique, lequel est indiqué par le premier chiffre de la notation. Pour plus d'exactitude et aussi pour avoir la représentation des

se sert du focomètre Weiss. Cette distance, en effet, se trouve être celle qui existe entre le foyer antérieur de l'objectif et sa face antérieure; on n'a donc qu'à retrancher cette distance foco-faciale antérieure de la distance focale, pour avoir celle qui est comprise d'une part, entre les points principal et nodal antérieurs de l'objectif et sa face antérieure d'autre part.

grossissements qui se produisent aux distances auxquelles on observe d'ordinaire au microscope, il est mieux de tracer le trait à une distance double, à 2 décimètres, en lui donnant par conséquent une longueur double. On n'a plus alors qu'à tracer une ligne droite passant par l'extrémité libre du trait qui représente le grossissement spécifique et par le point qui indique le siège du foyer postérieur; cette ligne représente la caractéristique, qui forme la limite de tous les grossissements que l'objectif est capable de produire.

De tels graphiques permettent d'évaluer avec une assez grande exactitude et de façon visible, tangible, les différentes valeurs que nous venons de passer en revue : grossissements spécifiques, distances focales, dioptries, angles caractéristiques, siège des foyers postérieurs, grossissements produits à des distances déterminées et distances donnant tel grossissement voulu, siège des points principal et nodal postérieurs. Ayant précédemment indiqué comment il faut s'y prendre pour évaluer les premières, je ne parlerai que des dernières.

Veut-on savoir le grossissement produit à telle ou telle distance soit de la face postérieure de l'objectif, soit de son foyer postérieur? on n'a qu'à tracer une ligne horizontale à la distance donnée, et à mesurer l'intervalle compris à ce niveau entre l'axe et la caractéristique, cet intervalle représente le grossissement cherché.

Veut-on savoir l'objectif et la distance donnant tel grosissement voulu? — On trace, du côté de la caractéristique, une parallèle à l'axe située à une distance de cet axe représentant le grossissement voulu; les points où cette parallèle croise les diverses caractéristiques indiquent l'objectif et pour cet objectif la distance cherchée; c'est, en effet, celle qui se trouve entre le point d'entrecroisement de la caractéristique et l'horizontale qui passe soit par le foyer postérieur de l'objectif, soit par sa face postérieure, selon que la distance cherchée doit être comptée à partir de ce foyer ou de cette face.

Veut-on savoir où se trouvent les points principal et nodal postérieurs de l'objectif? — La distance focale étant égale, on le sait, à celle qui existe entre le foyer et le point où le grossisse-

ment est égal à 1, où l'intervalle entre l'axe et la caractéristique est égal à l'unité, on n'a qu'à reporter cette distance en avant et à partir du foyer postérieur sur l'axe.

On le voit, la notation à deux chiffres à laquelle ces études nous ont conduit présente de très grands avantages; mais elle a aussi ses inconvénients qu'il importe de connaître et d'apprécier.

On pourrait d'abord lui reprocher qu'étant à deux chiffres elle serait peu commode et peu pratique, beaucoup moins que celles à un seul chiffre ou à une seule lettre. Mais il me semble que ce n'est là qu'une objection théorique, attendu que dans la pratique, dans le langage courant il n'y aurait aucun inconvénient, bien au contraire, à désigner les objectifs rien que par le premier de ces chiffres, par celui qui joue le rôle le plus important dans le calcul des grossissements, qui nous donne les notions si instructives de grossissement spécifique, de puissance, de nombre de dioptries. Quant au second chiffre de la notation, il suffirait qu'il soit inscrit à côté du premier soit sur la monture de l'objectif, soit dans un tableau à part, comme celui donné plus haut page 328, de façon à pouvoir le trouver de suite quand on en aurait besoin.

Un autre reproche qu'on pourrait faire à cette notation c'est qu elle ne donne pas d'emblée une idée complète du pouvoir grossissant des objectifs; que, pour y arriver, il faut faire appel aux deux chiffres qui la composent et procéder à un calcul qu'il serait, certes, préférable de n'avoir pas à faire. C'est évidemment là un inconvénient, mais qui, ce me semble, n'a pas une bien grande importance, attendu que le premier des deux chiffres de la notation ne diffère pas beaucoup, nous allons le voir, de celui qui représente le pouvoir grossissant, qu'il en donne donc une idée assez approchée et qu'il suffit du calcul très simple indiqué plus haut (p. 329) pour en avoir la valeur exacte.

Ceci me conduit à parler d'une autre notation à laquelle j'avais pensé au début de mes recherches, et qui aurait précisément cet avantage de donner d'emblée, non plus à l'aide de deux chiffres, mais à l'aide d'un seul, l'indication du pouvoir grossissant des objectifs.

Notation par le grossissement produit a l'unité de distance de l'objectif

Dans cette notation les objectifs seraient désignés, non plus par le grossissement qu'ils produisent à l'unité de distance de leur foyer postérieur, mais par celui produit à l'unité de distance de leur face postérieure. Ces grossissements sont forcément quelque peu différents, puisque, nous l'avons vu, le foyer postérieur se trouve, suivant les objectifs, tantôt en arrière de cette face postérieure, tantôt en avant d'elle, et cela à des distances diverses. Ils ne seraient semblables que pour les objectifs dont le foyer se trouverait juste au niveau même de cette face postérieure. Voici quels seraient ces grossissements avec les mêmes objectifs dont j'ai déjà parlé, et en prenant toujours le décimètre comme unité de distance.

Numéros des objectifs.	Grossissements produits a 1 décimètre — du foyer postérieur.	Grossissements produits a 1 décimètre — de la face postérieure.
0	3,7	2,9
2	10,4	9,8
4	23,2	23,4
7	36,4	37,2
8	44,4	47,1

La figure 5 (p. 298) rend très bien compte de ces différences ; les grossissements à 1 décimètre du foyer postérieur y sont représentés par des lignes en petits traits ; ceux à 1 décimètre de la face postérieure par une ligne pointillée.

Évidemment, nous venons de le dire, cette notation aurait sur la précédente l'avantage de représenter le pouvoir grossissant des objectifs de façon plus simple, de façon synthéthique et non analytique, à l'aide d'un seul chiffre, au lieu de deux. Elle aurait encore celui d'être plus parlante à l'esprit, parce qu'ayant sous les yeux la face postérieure de l'objectif et non son foyer postérieur, on se figurerait plus facilement où se produit le grossissement indicateur. Il semble enfin qu'elle serait

plus commode à établir, puisque le grossissement étant pris à partir d'un point tangible on pourrait l'évaluer directement, on ne serait pas forcé d'en évaluer deux différents ou de recourir à des appareils spéciaux.

Cependant, quand on y regarde de plus près, les inconvénients apparaissent. Tout d'abord, si l'on veut établir cette notation, on s'aperçoit que ce n'est pas aussi simple et facile qu'on le pensait. En effet, pour pouvoir évaluer directement le grossissement produit à 1 décimètre de distance de l'objectif, surtout si l'on doit se servir d'un oculaire micrométrique à vis dont le micromètre se trouve en dessus du tube du microscope, il faut avoir à sa disposition un microscope à tube très court, comme on n'en trouve pas parmi les bons modèles courants. Il faut donc s'en faire construire un, ou tout au moins, comme je l'ai fait, s'en faire modifier un.

Que si, pour éviter cet inconvénient, on prend le parti d'évaluer un grossissement quelconque ayant lieu à une distance possible avec son microscope, afin d'en déduire ensuite par calcul celui produit à la distance de 1 décimètre, on s'aperçoit qu'il ne suffit pas pour cela d'un simple calcul de proportion; puisque, nous l'avons vu précédemment, les grossissements ne sont pas proportionnels aux distances comptées à partir de la face postérieure de l'objectif, mais à celles comptées à partir de son foyer postérieur. Pour y arriver, on est obligé d'avoir recours à une autre notion, par exemple, à celle du siège du foyer ou à celle du grossissement spécifique; en sorte que l'on retombe dans la complication que l'on croyait avoir évitée; la notation perd donc ses avantages de simplicité d'établissement qu'on lui supposait à première vue.

On pourrait, il est vrai, éviter cet inconvénient en rapportant le grossissement indicateur, non plus au décimètre ou à quelque autre unité métrique, mais à une distance telle qu'il serait toujours possible de l'obtenir avec les modèles ordinaires de microscope. On pourrait, par exemple, choisir celle pour laquelle les objectifs sont plus spécialement construits, et, si l'on avait la précaution de se placer à cette distance dans les examens microscopiques, on aurait l'avantage d'avoir, en même temps que les

meilleures images possible, l'indication exacte des grossissements produits par les objectifs dont on se sert. Mais, les objectifs ne sont pas tous construits pour donner les meilleures images à la même distance; et, quand bien même il en serait ainsi actuellement, les observateurs peuvent avoir besoin d'observer à d'autres distances et les constructeurs être ainsi amenés à construire des objectifs donnant les meilleurs images à d'autres distances; en sorte que cette notation n'aurait sa raison d'être que dans certains cas et pour certains objectifs, ce qui serait peu heureux. Il est d'ailleurs toujours préférable, quand on le peut, de prendre des unités métriques, au lieu d'unités arbitraires.

Du reste, et quelle que soit la distance arbitraire à laquelle on prendrait le grossissement servant à désigner les objectifs, il n'en faudrait pas moins, pour être à même de savoir les grossissements produits à d'autres distances, recourir quand même soit à la notion du siège du foyer, soit à celle du grossissement spécifique; on retomberait donc toujours dans les mêmes complications; ce ne serait plus au sujet de l'établissement de la notation, mais ce serait au sujet de l'usage que l'on pourrait avoir à en faire.

Enfin, cette notation aurait sur la précédente le désavantage de ne pas donner d'emblée la puissance des objectifs, le nombre de leurs dioptries, ni, par un calcul aussi simple, la distance focale; en sorte qu'avec elle les objectifs se trouveraient plus isolés des autres instruments d'optique, lesquels sont désignés par la puissance, le nombre de leurs dioptries ou leur distance focale. Évidemment, on y pourrait arriver en faisant intervenir encore soit le grossissement spécifique, soit le siège du foyer, mais il faudrait toujours procéder à des calculs qui, avec l'autre notation, sont ou inutiles ou plus simples.

En somme l'avantage d'avoir d'emblée une indication plus exacte du pouvoir grossissant serait, il me semble, chèrement acheté par l'inconvénient d'avoir, ou bien une notation incomplète ne pouvant donner une série de renseignements utiles, ou bien, si on la complète, d'être plus compliquée et moins commode que celle à deux chiffres précédemment exposée; d'autant, nous l'avons vu, que le premier de ces deux chiffres donne déjà

une indication assez approchée du pouvoir grossissant, que le second permet de rendre très exacte. Je crois donc celle à deux chiffres préférable et c'est elle que je propose.

Tableau comparatif des notations actuelles et de la nouvelle. — A titre d'exemple et afin de bien faire voir ce que donnerait cette notation nouvelle, je l'ai appliquée à quelques-uns des objectifs que l'on trouve le plus couramment dans le commerce parisien et dans nos laboratoires; voici les résultats que j'ai obtenus :

1. Je tiens à remercier MM. **Dumaige**, **Stiassnie**, **Adnet** et **Cogit** de l'empressement qu'ils ont mis à mettre à ma disposition, les deux premiers, les objectifs qu'ils construisent, les deux autres, ceux des maisons Zeiss et Leitz, dont ils sont les dépositaires. M. **Nachet** ne m'ayant pas envoyé les siens ainsi que je le lui avais demandé, je n'ai pu en citer que trois qui m'ont été obligeamment prêtés par M. **Henneguy**, et, comme ils étaient un peu anciens, je ne sais s'ils sont semblables à ceux qui sont contruits actuellement.

OBJECTIFS						NOTATION NOUVELLE		GROSSISSEMENTS A 1 DÉCIMÈTRE DES FACES POSTÉRIEURES (9)
DUMAIGE (1)	LEITZ (2)	NACHET (3)	STIASSNIE (4)	VERICK (5)	ZEISS (6)	1° GROSSISSEMENTS A 1 DÉCIMÈTRE DES FOYERS POSTÉRIEURS (7)	2° DISTANCES ENTRE FACES ET FOYERS POSTÉRIEURS (8)	
							mm.	
				00	....	2,3	34,9 p	1,49
0	....	....	....	....	....	2,6	39,0 p	1,58
					a²	2,6	38,2 p	1,60
			1	....	....	2,4	26,9 p	1,75
					aa	3,9	45,0 p	2,14
1	....	....	....	....	....	2,8	18,4 p	2,28
	1	....	....	....	....	3,5	28,1 p	2,51
					a³	3,5	28,0 p	2,52
				0	....	3,7	20,4 p	2,97
	2	....	....	....	....	4,1	7,9 p	3,77
2	....	....	....	....	....	4,3	6,6 p	4,01
			2	....	....	4,5	0,7 p	4,46
				1′	....	5,6	8,2 p	5,14
					AA	5,9	5,0 p	5,60
			3	....	....	6,1	0,6 p	6,06
					A	6.5	7,3 p	6,11
		3	....	....	....	6,5	3,1 p	6,29
	3	....	....	....	....	6,2	2,2 a	6,39
3	....	....	....	....	....	6,3	2,6 a	6,46
			4	....	....	9,1	2,8 a	9,35
					B	8,7	10,0 a	9,57
				2	....	10,4	5,4 p	9,83
4	....	....	....	....	....	8,5	24,6 a	10,50
	4	....	....	....	....	9,8	18,0 a	11,56
					C	14,4	3,4 a	15,08
		5	....	....	....	16,3	3,4 a	16,85
	5	....	....	....	....	17.7	4,3 a	18,46
5	....	....	....	....	....	19,7	2,7 a	20,23
			5	....	....	20,2	4,5 a	21,10
				4	....	23,2	0,9 p	23,40
					DD	23,1	3,9 a	24,00
					D	23,6	5,2 a	24,82
			6	....	....	24,7	3,9 a	25,66
	6	....	....	....	....	25,4	3,4 a	26,26
6	....	....	....	....	....	25,7	2,8 a	26,41
			7	....	....	28,4	2,5 a	29,11
7	....	....	....	....	....	29,4	3,6 a	30,45
	7	....	....	....	....	32.8	2,9 a	33,75
					E	35,2	2,7 a	36,15
				7	....	36,4	2,4 a	37,17
8	....	....	....	....	....	36,6	1,9 a	37,29
		7	....	....	....	37,2	1,4 a	37,70
			8	....	....	37,9	2,0 a	38,65
	8	....	....	....	....	38,3	2,5 a	39,25
9	....	....	....	....	....	43.7	1,9 a	44,53
				8	....	44,4	6,2 a	47,10
	9	....	....	....	....	48,5	2,3 a	49,61
12	....	....	....	....	....	54,1	1,6 a	54,96
			9	....	....	54,5	1,5 a	55,31
					F	53,9	2,7 a	55,35

On le voit, ces objectifs ont d'abord été rangés sous leurs désignations actuelles dans les six premières colonnes, une colonne pour chaque constructeur; puis, dans chacune de ces colonnes ils ont été rangés suivant les grossissements qu'ils produisent à une même distance de leur face postérieure, à un décimètre, grossissements qui sont indiqués dans la neuvième et dernière colonne et donnent une bonne idée de leurs pouvoirs grossissants. On peut donc de cette façon se rendre un compte très exact de leurs valeurs réelles et respectives au point de vue de leur pouvoir grossissant.

On est tout d'abord frappé des différences qui existent entre les mêmes numéros d'objectifs d'un constructeur à l'autre, et de leur diversité d'importance. Pour certains numéros, pour les nos 3 par exemple, elles sont très faibles, alors que pour d'autres, pour les nos 9 par exemple, elles sont au contraire très notables. J'ai voulu savoir si elles ne dépendaient pas d'irrégularités involontaires de construction, et, pour cela, j'ai examiné un certain nombre d'exemplaires, d'un même numéro d'objectifs provenant d'un même constructeur. Là encore j'ai trouvé des différences d'importance très diverse : entre objectifs construits en même temps, elles étaient très faibles, ne dépassant pas, ou de fort peu, les limites d'erreurs propres aux procédés d'évaluation employés; tandis qu'entre objectifs construits à des époques différentes, elles étaient parfois assez considérables. Elles n'atteignaient pas cependant, chez ce constructeur tout au moins, celles que l'on peut rencontrer entre les mêmes numéros d'objectifs, lorsqu'ils proviennent de constructeurs différents. Cela montre bien le désaccord qui existe entre les divers constructeurs. Ce désaccord n'est d'ailleurs pas toujours dans le même sens pour tous les objectifs : certains numéros d'un constructeur sont les plus faibles, alors que d'autres sont les plus forts; ainsi le n° 1 de M. Stiassnie est le plus faible des nos 1, tandis que son n° 9 est le plus fort.

Dans les deux colonnes suivantes, nos 7 et 8, se trouvent les chiffres qui désigneraient les objectifs dans la notation nouvelle à deux chiffres que je propose. Dans la colonne n° 7 sont les premiers des deux chiffres de cette notation, ceux qui représentent

le grossissement produit à un décimètre du foyer postérieur de l'objectif, le grossissement spécifique, ainsi que la puissance rapportée à cette même distance de un décimètre, ou encore le nombre de déca-dioptries. Dans la colonne n° 8 sont les deuxièmes chiffres, ceux qui indiquent les distances comprises entre les foyers et faces postérieures des objectifs, les distances foco-faciales postérieures.

Les chiffres de la neuvième et dernière colonne représentent, je le répète, les grossissements produits par les objectifs à 1 décimètre de distance de leur face postérieure; ils donnent par conséquent une bonne idée d'ensemble de leur pouvoir grossissant. Il est à remarquer que, d'une façon générale, ces grossissements sont d'autant plus forts que, d'une part, les grossissements spécifiques ou puissances sont également plus forts et que, d'autre part, les foyers postérieurs se trouvent situés plus en avant. Cependant, ce n'est pas exact d'une façon absolue; il est bien des exceptions.

On voit par exemple des objectifs qui, ayant un grossissement spécifique, une puissance égale ou même inférieure à d'autres, n'en produisent pas moins des grossissements plus forts à distance égale de l'objectif; tandis que c'est l'inverse pour d'autres. Cela tient à ce que les grossissements produits à distance égale de l'objectif, le pouvoir grossissant, ne dépendent pas uniquement, comme je l'ai déjà montré plus haut (p. 299 et 331) du grossissement spécifique, de la puissance, ou du nombre des dioptries des objectifs, mais encore du siège de leur foyer postérieur, de la distance foco-faciale postérieure; à ce que ces deux valeurs jouissent d'une certaine indépendance l'une par rapport à l'autre, et que, dans certains objectifs, elles agissent dans le même sens, ajoutent leurs effets; tandis que dans d'autres elles agissent plutôt en sens opposé et s'atténuent.

C'est ainsi qu'avec les objectifs faibles, le grossissement spécifique est en général atténué par l'éloignement du foyer postérieur; en sorte que le grossissement à 1 décimètre de la face postérieure se trouve plus faible que celui à 1 décimètre du foyer postérieur. Tandis qu'avec les objectifs forts, c'est l'inverse qui se produit, le rapprochement du foyer s'ajoute au grossis-

sement spécifique; en sorte que le grossissement à 1 décimètre du foyer postérieur se trouve plus fort que celui à 1 décimètre de la face postérieure.

Ce fait général est en rapport avec les faits particuliers que j'ai cités plus haut (p. 332), et prouve une fois de plus que la notion de grossissement spécifique, de puissance, de nombre de dioptries ou de distance focale, ne suffit pas à elle seule pour donner une idée complète du pouvoir grossissant des objectifs, qu'il faut y ajouter celle de la distance foco-faciale postérieure; d'où, par conséquent, la nécessité de la notation à deux chiffres.

Ceci montre aussi, il me semble, qu'il serait utile de donner aux expressions de puissance et de pouvoir grossissant des sens très différents. La puissance en a un qui est bien défini, bien connu : c'est l'inverse de la distance focale, et nous avons vu que la puissance correspondait au grossissement produit à l'unité de distance du foyer postérieur. Mais le pouvoir grossissant qui lui n'a pas de sens précis devrait, il me semble, en avoir un, être considéré comme étant ce qui rend les objectifs plus ou moins grossissants à distance égale, en sorte qu'il pourrait être mesuré et défini par le grossissement produit à l'unité de distance de leur face postérieure. Et alors, suivant que le foyer postérieur se trouverait en arrière ou en avant de cette face, il serait donné, comme on l'a vu plus haut (p. 329), par l'une ou par l'autre des deux formules :

$$g = (1 - \varphi_p)\gamma \quad \text{et} \quad g = (1 + \varphi_a)\gamma.$$

Historique.

Il me semble fort inutile de rappeler les diverses notations qui ont été employées jusqu'ici pour désigner les objectifs microscopiques, mais je tiens à dire ce qui a été fait dans le même sens que moi. Or, dans les divers ouvrages que j'ai consultés, je n'ai trouvé indiqués ni les deux notations dont je viens de parler, ni les notions de grossissement par unité de

distance (grossissement spécifique), de distance par unité de grossissement, ni les procédés que j'ai proposés, pour évaluer ces grossissements et ces distances, ainsi que la puissance, le nombre des dioptries, l'angle caractéristique, le siège du foyer postérieur, et celui des points principaux et nodaux postérieurs. Mais dans le traité de physique biologique publié par M. **Weiss**, dans un chapitre écrit par M. **Siglas** (t. III, p. 462) il est dit que la distance focale d'un système centré peut être déterminée par « la mesure de deux images correspondantes à deux positions différentes de l'objet de grandeur connue » et en désignant par D le déplacement de l'écran pour obtenir les deux images I_2 et I_1 d'un objet O, on a :

$$f = D \frac{O}{I_2 - I_1}.$$

Ce qui est exactement la même formule que j'ai indiquée page 314. Du reste, M. **Gariel** avait déjà donné ce même procédé en 1887 à la Société de physique, dans une note sur la détermination expérimentale des constantes des instruments d'optique. Je ferai remarquer toutefois que si la méthode et la formule sont les mêmes, le procédé employé pour les appliquer est quelque peu différent : je mesure les images, non pas sur un écran, mais à l'aide d'oculaires micrométriques, donc sans qu'il soit nécessaire de recourir à une chambre noire.

J'ai d'autre part rappelé dans le cours de ce travail la note de M. **Weiss** et celle de M. **Legros** au sujet de leurs focomètres. Je ne vois plus à citer qu'un mémoire de M. **Wright** paru dans le *Journal of the royal microscopical Society*, numéro de juin 1904, p. 279, où il donne plusieurs procédés pour évaluer le pouvoir grossissant du microscope et de ses éléments séparés. N'en ayant eu qu'une connaissance assez imparfaite, je ne saurais les apprécier. Tout ce que je puis en dire, c'est qu'ils diffèrent de ceux que j'ai indiqués, à l'exception de l'un d'eux, dans lequel M. **Wright** emploie un appareil qu'il appelle *eikonomètre* et qui ressemble beaucoup au focomètre Weiss. Il se compose en effet, comme ce focomètre, d'un oculaire micrométrique de Ramsden, à l'extrémité inférieure duquel est une

lentille dont le plan focal postérieur correspond au plan du micromètre. Il n'en diffère que par la distance focale de cette lentille qui est de 1 pouce (25 millimètres) au lieu d'être de 1 décimètre ou 100 millimètres, et aussi, par l'oculaire micrométrique qui est à simple échelle millimétrique, au lieu d'être à vis micrométrique, ce qui est évidemment moins précis.

Résumé et Conclusions.

Les diverses notations actuellement employées pour désigner les objectifs microscopiques sont toutes plus ou moins défectueuses.

Ces objectifs, ayant pour but de donner des images réelles plus ou moins grossies des objets, devraient évidemment être désignés par l'indication de leur pouvoir grossissant.

L'étude expérimentale, comme l'étude théorique, des divers grossissements produits à des distances plus ou moins grandes, montre que ce qui donne à ces objectifs leur force, ce qui constitue par conséquent leur pouvoir grossissant et leur caractère différentiel le plus important, c'est :

1° Et pour la plus grande part, le degré d'écartement par rapport à l'axe principal de ce qu'on appelle en optique géométrique la *caractéristique*, ligne qui forme la limite de tous les grossissements que l'objectif est capable de produire ; plus cet écartement est considérable, plus est grand le grossissement produit (p. 299) ;

2° C'est, et pour une part moindre, le siège du foyer postérieur des objectifs, lequel constitue le point de départ de tous les grossissements ; plus ce foyer est éloigné, plus le grossissement a d'espace pour se produire, plus il est considérable (p. 299).

La notation des objectifs microscopiques doit donc être basée sur ces deux notions ; et j'ai cherché à les évaluer et à les exprimer toutes deux.

Pour le degré d'écartement de la caractéristique, il m'a paru que le mieux était de le représenter par ce que j'ai proposé d'appeler le *grossissement spécifique*, qui est celui que produit

l'objectif à chaque unité croissante de distance, ou, ce qui revient au même, celui qu'il produit à l'unité de distance de son foyer postérieur (p. 302). Et comme unité de distance, c'est le décimètre qu'il m'a paru préférable de prendre (p. 309).

Ce grossissement spécifique γ peut être évalué de diverses façons : on peut y arriver en se servant uniquement d'oculaires micrométriques et en évaluant avec eux deux grossissements quelconques G et g, pris à deux distances différentes, puis la distance δ qui existe entre les points où ces deux grossissements ont lieu; j'ai montré en effet qu'il était donné par la formule :

$$\gamma = \frac{G - g}{\delta}$$

c'est le *procédé des deux grossissements* (p. 303).

On peut encore, le grossissement spécifique correspondant exactement à la puissance, recourir aux divers procédés et appareils qui permettent d'évaluer la puissance des objectifs, le nombre de leurs dioptries, la tangente de l'angle caractéristique, ou la distance focale. Le plus commode en l'espèce serait à mon avis le focomètre Weiss. Ce serait donc *le procédé par le focomètre Weiss* (p. 314).

Quant au siège du foyer postérieur, il m'a paru que le mieux était de le représenter par la distance qui existe entre ce foyer et la face postérieure ou de sortie de l'objectif, ce que j'ai proposé d'appeler la distance *foco-faciale postérieure.* Et comme ce foyer postérieur peut se trouver soit en arrière de cette face (objectifs faibles), soit en avant d'elle dans l'intérieur même de l'objectif (objectifs forts), il importe d'indiquer en plus dans quel sens il faut compter cette distance; pour cela, j'ai pris le parti de faire suivre le chiffre indiquant la distance d'un indice : de la lettre *p* (*post*) quand le foyer est en arrière de cette face, de la lettre *a* (*ante*) quand il est en avant (p. 324).

Cette distance φ_p ou φ_a peut être facilement calculée si l'on connaît le grossissement spécifique de l'objectif γ, un grossissement quelconque produit par lui g, et la distance d trouvée entre le lieu de ce grossissement et la face postérieure de l'objectif (p. 325). Si le foyer est en arrière, on a en effet :

$$\varphi_p = d - \frac{g}{\gamma}$$

s'il est en avant :

$$\varphi_a = \frac{g}{\gamma} - d.$$

Le grossissement spécifique et la distance foco-faciale postérieure peuvent aussi être appréciés avec assez d'exactitude sur des graphiques représentant la caractéristique des divers objectifs; c'est le *procédé par les graphiques* (v. p. 302, 325).

Je suis arrivé ainsi à une notation dans laquelle les objectifs sont désignés par deux chiffres : un premier qui représente, je le répète, le grossissement produit à 1 décimètre de distance du foyer postérieur de l'objectif (grossissement spécifique); un second qui indique la distance comprise entre le foyer postérieur et la face postérieure de l'objectif (distance foco-faciale postérieure), chiffre qui est suivi de l'indice *p* ou de l'indice *a* suivant que ce foyer se trouve en arrière ou en avant de cette face.

Cette notation à deux chiffres répond parfaitement au programme posé au début de ce travail (p. 271) : elle représente bien le pouvoir grossissant des objectifs; elle le fait dans son vrai sens, comme les notations actuelles par lettres ou par chiffres; de façon très précise, comme celle par la distance focale, et de façon complète, comme ne peut le faire aucune des notations actuelles. Elle peut enfin être établie sans formule compliquée, sans appareil spécial, rien que par les propres moyens du microscope et des appareils employés couramment en micrographie, elle se trouve ainsi être à la portée de tous les micrographes.

Elle a de plus l'avantage de donner de précieuses indications : Son premier chiffre, qui représente le grossissement produit à 1 décimètre de distance du foyer postérieur, indique en même temps la puissance de l'objectif, celle-ci étant rapportée également au décimètre. En prenant son inverse, on a donc la distance focale de l'objectif; en le multipliant par 10, le nombre de ses dioptries (p. 310); en le divisant par 100, la tangente de l'angle caractéristique et par conséquent cet angle (p. 323). Il

s'ensuit que cette notation se trouve reliée à toutes celles qui sont basées sur la distance focale ou le nombre de dioptries et que, si elle était adoptée, les objectifs seraient facilement comparables au point de vue de leur puissance à tous les instruments d'optique qui sont désignés par l'une ou l'autre des notations susdites.

Ce n'est pas tout : grâce aux deux chiffres de la notation on peut encore obtenir plusieurs autres notions intéressantes : on peut calculer le grossissement produit à une distance donnée de la face postérieure de l'objectif; calculer aussi la distance donnant un grossissement voulu (p. 328).

On peut encore déterminer le siège des points principal et nodal postérieurs (p. 332).

On peut enfin établir des graphiques très exacts qui donnent par construction les diverses indications susdites : grossissements spécifiques et grossissements produits à n'importe quelles autres distances, distances donnant tel grossissement, distances focales et foco-faciales postérieures, siège du foyer postérieur et siège des points principal et nodal postérieurs (p. 334).

Il n'y a pas lieu d'objecter que cette notation à deux chiffres serait plus compliquée que celles à un seul chiffre ou à une seule lettre; attendu que, dans le langage courant, on n'aurait qu'à désigner les objectifs par le premier de ces deux chiffres, lequel est d'ailleurs le plus important comme nous l'avons vu. Quant au second, il suffirait de l'inscrire à côté du premier soit sur la monture de l'objectif, soit sur un tableau à part, de façon à pouvoir le trouver de suite en cas de besoin.

On pourrait encore désigner les objectifs rien que par les grossissements qu'ils produisent à un décimètre de distance de leur face postérieure, ce qui aurait l'avantage de donner d'emblée et par un seul chiffre une bonne idée de leurs pouvoirs grossissants. Mais cette notation aurait l'inconvénient d'être moins instructive, moins complète, et, si on voulait la compléter, d'être moins commode que celle par le grossissement spécifique et la distance foco-faciale postérieure. Tout compte fait, c'est donc cette dernière qu'à mon avis il serait préférable d'adopter (v. p. 337).

Comme mesure de transition et pour ne pas bouleverser d'un seul coup de vieilles habitudes, les constructeurs pourraient se contenter d'ajouter simplement cette nouvelle notation à la leur. C'est précisément ce que va faire un constructeur de Paris, M. Stiassnie, qui s'est trouvé mis au courant de mes recherches.

Il serait à désirer que les objectifs soient construits de façon telle que le grossissement spécifique, la puissance, ou le nombre de dioptries se trouvent exprimés en chiffres ronds et surtout qu'ils forment des séries régulièrement croissantes, répondant bien aux divers besoins des observateurs.

Je montrerai dans une note ultérieure que cette notation à deux chiffres pourrait être appliquée également, et avec les mêmes avantages, à bien d'autres instruments d'optique, soit en la conservant exactement telle quelle, soit en modifiant seulement la signification du second chiffre.

Le gérant : P. Bouchez.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

SUR LA STRUCTURE

DE LA

GLANDE SALIVAIRE DU NOTONECTE

(*NOTONECTA GLAUCA L.*)

Par MM. **Auguste PETTIT** et **Alfred KROHN**

PLANCHE XIII.

I. — AVANT-PROPOS.

Nos examens ont porté sur les Insectes adultes ainsi que sur les larves à divers stades d'évolution (à partir de 4,5 millimètres de longueur). Nous avons fait marcher de pair l'examen des tissus frais et celui des tissus fixés afin de contrôler, dans la plus grande limite possible (malheureusement très restreinte dans le cas présent), les images fournies par les préparations obtenues suivant les procédés usuels.

a) *Examen des tissus frais*. Les glandes prélevées sur le vivant ont été examinées soit à l'état sec, soit en suspension dans un liquide. Nous avons vainement tenté de monter ces organes dans le liquide organique; en effet, on n'obtient jamais qu'une trop petite quantité de liquide. Force donc nous a été de recourir à des liquides artificiels tels que la solution physiologique de sel marin, le sérum amniotique iodé et la solution aqueuse acétifiée de vert de méthyle.

b) *Examen des tissus fixés et colorés*. Dans la plupart des cas, les glandes ont été prélevées sur le vivant et fixées isolément dans le réactif choisi; mais, pour les coupes d'ensemble, la tête ou encore la tête et le thorax réunis étaient traités en bloc. Pour

les larves de très petite taille, nous avons été obligés de fixer le corps dans son intégrité.

Comme méthodes techniques, nous avons employé :

1° Alcool à 95° : Bleu Unna.

2° Liquide de Zenker : Hématoxyline et éosine. — Hématoxyline et kernschwartz. — Hématoxyline et orange. — Hématoxyline au fer (Heidenhain) et orange ou mélange de Van Gieson. — Bleu Unna. — Thionine phéniquée.

3° Liquide de Bouin : Hématoxyline au fer de Heidenhain et mélange de Van Gieson.

4° Sublimé : mêmes colorations que 2°.

5° Mélange d'Apathy (acide osmique et sublimé) : Hématoxyline et orange. — Bleu Unna.

6° Liquide de Tellyeniczsky : Bleu Unna et éosine. — Éosine-orange et bleu de toluidine. — Triacide. — Fuchsine acide et vert de méthyle.

7° Liquide de Lindsay : Safranine : ou magenta et mélange de Benda.

Au point de vue de la confection des préparations, il en est du Notonecte comme de la plupart des autres Insectes : la présence de la chitine est la source de difficultés sérieuses pour l'obtention de coupes régulières et non déchirées. Dans notre cas particulier, les méthodes usuelles d'inclusion, soit à la celloïdine soit à la paraffine, ne fournissent pas de sections intéressant la totalité du corps de l'Insecte adulte. Deux procédés, seulement, le décorticage, et l'inclusion double, nous ont permis d'obtenir ce résultat.

Le décorticage ne se pratique qu'après inclusion de la tête dans la paraffine suivant le procédé classique. On la sort du bain à 48°, pour la fixer sur un bloc de paraffine. A l'aide d'une tige de cuivre chauffée légèrement au gaz (le fer ne vaut rien pour cet usage parce qu'il est susceptible de laisser dans le bloc des paillettes de métal oxydé) et plongée dans la paraffine, on pratique un puits de matière liquéfiée prêt à recevoir l'objet à décortiquer. On y place la tête par sa face postérieure et on attend que la matière plastique se soit solidifiée avant de procéder à la toilette de la pièce, ce qui se pratique en deux temps :

1° Libération au scalpel de la tête jusqu'à sa base;

2° Nettoyage de la chitine en passant à sa surface un peu de ouate hydrophile légèrement imprégnée de toluène.

Ces préliminaires achevés, on procède au décortiquage proprement dit. Le bloc de paraffine est fixé à l'aide de la chaleur sur une large surface, planchette ou feuille de papier épais. Perpendiculairement à la main gauche reposant sur la planchette, la main droite armée du scalpel opère avec une certaine sûreté en utilisant le concours de celle-ci qui lui sert de guide et de point d'appui. Une incision antéro-postérieure n'intéressant que la chitine est pratiquée sur la ligne médiane. La pointe du scalpel est introduite par cette solution de continuité et glisse entre les deux plans, bien parallèlement à la chitine qui s'écaille en éclats blanchâtres.

Quand la chitine a été enlevée, le même travail doit se poursuivre sur l'autre côté. A cet effet, le scalpel est passé au-dessous de la face postérieure de la tête, en ayant soin de pas l'intéresser. Par cette manœuvre, la pièce se trouve libérée.

A l'aide de la tige de cuivre chauffée, on creuse un second puits dans le bloc de paraffine, on y plonge la tête par sa surface dépouillée de chitine et on procède comme il a été déjà fait pour la face antérieure. Le travail fini, on dégage encore une fois la pièce et on en use comme pour tout matériel inclus suivant les procédés courants.

Mettant à profit les variations considérables de dilatation de la paraffine sous l'influence des écarts de température, nous avons essayé de provoquer le décollement interne des tissus par le retrait de la paraffine refroidie au-dessous de 0°, tandis que la calotte de chitine maintenue par sa rigidité reste presque invariable. Les têtes de Notonectes, fixées sur leur bloc et complètement débarrassées de paraffine sur leur face libre, sont exposées à l'action du chlorure de méthyle, jaillissant d'un siphon.

Le travail de décorticage est ainsi largement facilité (à la condition, toutefois, d'agir vite), la chitine se séparant par larges écailles sous le scalpel.

Par ce procédé, il n'est guère possible de dépouiller entièrement le rostre de l'Insecte, aussi préférons-nous la méthode de

double inclusion à la paraffine et au collodion, préconisée par **H. H. Field** et **J. Martin** (3) et que nous appliquons avec **L. Semichon**[1], de la façon suivante :

La tête du Notonecte, fixée par un mélange convenable, est déshydratée dans l'alcool absolu, puis imprégnée dans des mélanges progressivement concentrés de celloïdine en dissolution dans l'éther seul, et non dans le mélange habituel à parties égales d'alcool absolu et d'éther.

Il importe, pour la réussite de l'opération, que le passage des pièces dans les solutions successives de celloïdine soit très ménagé et que leur séjour soit prolongé : huit jours n'ont rien d'exagéré pour une tête de Notonecte adulte. Lorsque la pièce est parvenue dans la dernière solution de celloïdine, on ajoute quelques fragments de camphre. Quelques heures après, on durcit la tête imprégnée de celloïdine en la plongeant dans du chloroforme liquide saturé de camphre. Du même coup, l'objet est prêt à être inclus dans la paraffine : ce qu'on obtient en le laissant pendant six heures en moyenne dans un bain de paraffine liquide, porté à la température relativement élevée de 55° ; mais, en général, il y a avantage à se servir de deux bains successifs de paraffine, l'un à 48° et l'autre à 55° ; le temps d'immersion ne sera plus alors que de trois heures pour chacun d'eux.

Dans ces conditions, on obtient facilement des coupes régulièrement sériées d'une épaisseur de 10 μ et parfois même de 7 μ.

Le collage des coupes peut être effectué au moyen du collodion de **Schællibaum** recommandé par **H. H. Field** et **J. Martin**. Mais ce moyen n'assure pas un bon étalement des coupes, et nous avons toujours retiré de bien plus grands avantages de l'eau gélatinée (**L.-F. Henneguy**) à 1 p. 500, additionnée au moment de l'emploi d'une trace de bichromate de potasse. On expose ensuite à la lumière du jour et on laisse sécher pendant vingt-quatre heures.

Dans le courant de 1904, **S. Métalnikoff** (7) a fait connaître un procédé qui, d'après l'auteur, serait appelé à rendre de

1. Communication orale.

grands services. Nous l'avons connu trop tard pour pouvoir en profiter.

Voici la technique de l'auteur :

« J'inclus d'abord l'objet dans la paraffine, suivant la méthode ordinaire. Ensuite j'enlève la paraffine à l'aide d'un scalpel sur toutes les parties couvertes de chitine. (Pour mieux enlever la paraffine, on peut utiliser aussi un pinceau imbibé de xylol.) Je plonge ensuite dans l'eau de Javelle. Comme l'eau de Javelle n'agit pas sur la paraffine, les tissus imbibés de cette matière sont parfaitement préservés, tandis que les téguments chitineux non protégés par la paraffine se ramollissent sous l'influence de l'eau de Javelle..... Après le traitement par l'eau de Javelle, on fait une inclusion nouvelle dans la paraffine et on fait les coupes comme d'ordinaire. »

*
* *

II. — Description de la glande salivaire.

Les glandes qui font l'objet du présent travail, ont été signalées par **Léon Dufour** (2), dans ses recherches sur les Hémiptères. D'après cet auteur, « l'appareil destiné à la sécrétion salivaire présente dans la Notonecte une configuration et une structure particulière. On éprouve ici, comme dans les Réduves, et autres Géocorises voisins, un véritable embarras pour la détermination respective de la glande et du réservoir, à cause de la ressemblance de ces deux parties. Un certain tact acquis par l'anatomie pratique autorise seule la préférence du nom que j'impose à chacune de ces dernières. La glande salivaire, ou l'organe auquel je donne cette dénomination, fondée sur la nature du conduit efférent, se trouve placée, contre l'ordinaire, plus près de l'axe du corps que le réservoir. Elle est plus grande et plus facile à mettre en évidence que ce dernier; sa forme est conoïde, allongée, plus ou moins effilée en arrière suivant son degré de turgescence ; elle se termine en avant par une sorte de tête tantôt sphéroïdale, tantôt semblable à une crosse. Celle-ci est séparée de la portion conoïde par un étranglement, un véritable col; mais il n'y a pas ici, comme dans les glandes sali-

vaires des Géocorises, adossement, par leurs bases, de deux pièces ou lobes distincts : aussi n'y a-t-il qu'un seul conduit efférent. Les deux glandes convergent l'une vers l'autre par leurs extrémités effilées. Celles-ci se terminent par un ligament propre d'une excessive capillarité, et les deux ligaments se réunissent en un tronc commun qui se fixe vers le milieu de l'estomac.

« La tête de la glande émet, par sa partie antérieure, un conduit excréteur capillaire assez court, et celui-ci, que j'ai cru longtemps se porter directement à l'organe du bec, va s'aboucher, ainsi que les dissections me l'ont très positivement démontré, dans le réservoir dont je parlerai bientôt. Ce conduit, soumis au foyer de la lentille microscopique, présente la structure propre aux canaux excréteurs des glandes salivaires en général.....

« Le réservoir salivaire de la Notonecte a toute les apparences d'une véritable glande. Il est plus petit et surtout plus court que l'organe sécréteur dont je viens de donner la description. »

En 1884, **W. A. Locy** (5) a abordé l'étude des glandes salivaires de divers Hémiptères américains.

Plus récemment, la question a été reprise par **W. M. S. Marshall** et **H. Severin** (6)[1] et par **L. Bordas** (1).

Dans son étude sur la Nèpe cendrée, **L. Bordas** confirme, dans ses traits essentiels, la description de **L. Dufour** relativement aux dispositions générales du tube digestif et de ses annexes chez les Hémiptères. Il insiste sur ce fait que, chez la Nèpe cendrée (*Nepa cinerea* L.), il existe deux paires de glandes salivaires, une antérieure sacciforme et une postérieure disposée en grappe; il remarque que ces organes n'ont pas de rapport avec le tube digestif mais sont en connexion avec la trompe, de telle sorte qu'il propose (pour les secondes, tout au moins) l'appellation de glandes appendiculaires ou glandes maxillaires; mais il est à noter que sa communication est intitulée : Anatomie des glandes salivaires de la Nèpe cendrée.

1. Il nous a été impossible de consulter ce mémoire qui n'était pas encore parvenu, au moment de la rédaction de ce travail, dans aucune des bibliothèques parisiennes.

Pour notre part, nous conserverons l'ancienne appellation de glande salivaire, en faisant toutes réserves sur la valeur exacte de ce terme; notre but n'est d'ailleurs pas de reprendre l'étude anatomique de ces organes, mais simplement de décrire certains faits de structure, relatifs à la glande proprement dite. Dans ce travail, l'expression glande salivaire est employée dans le sens de **L. Dufour**, et désigne l'organe visé par cet auteur dans sa description reproduite ci-dessus, pages 355-356, et figuré Planche VII, figures 89 et 91, *c*, du mémoire original (2).

Sur des Notonectes adultes, il est facile d'énucléer dans leur intégrité les glandes salivaires; pour cela il suffit de sectionner la portion frontale de la tête au moyen d'un bistouri bien affilé; les glandes sont alors visibles, et il n'y a plus qu'à les extraire sur la pointe d'un scalpel, afin d'éviter toute compression sur le tissu extrêmement friable qui les constitue.

Examen a l'état frais.

Examinée dans du sérum iodé, la glande se montre formée par une masse irrégulièrement cylindrique, arrondie à ses deux extrémités; à peu près vers l'union de son quart antérieur avec sa portion postérieure, elle offre un sillon profond, qui la divise en deux portions très inégales; c'est de ce sillon que part le canal excréteur.

Au point de vue histologique, la glande est formée par de volumineuses cellules délimitant un canal central, surtout manifestes à la superficie, où les contours de leurs bases dessinent des mailles polygonales. Même, dans ces conditions, on constate que ces éléments sont le siège d'une différenciation manifeste; on y distingue une substance finement granuleuse, parsemée de larges plages moins réfringentes.

L'action de la solution aqueuse saturée de vert de méthyle confirme et complète ces premières indications; elle permet, notamment, de déceler un gros noyau formé d'une infinité de fines granulations, fixant intensivement le colorant basique, groupées sans ordre autour d'un gros corpuscule réfractaire à

l'action de la teinture et irradiant sous forme de fusées irrégulières dans le cytoplasma.

Examen des tissus fixés et colorés.

L'examen des coupes, fixées et colorées suivant les procédés ci-dessus indiqués, permet une étude plus approfondie de la glande salivaire du Notonecte.

Observée en coupe transversale, celle-ci (fig. 1) dessine un cercle irrégulier formé de cellules volumineuses mais peu nombreuses (en moyenne une quinzaine), limitant un canal central. Chacun de ces éléments dessine une sorte de triangle isocèle à base périphérique; en combinant les indications fournies par les coupes transversales et longitudinales, on se rend compte que ces cellules ont en réalité une forme surbaissée, leur épaisseur étant contenue plusieurs fois dans leur hauteur.

Stroma conjonctif. — Les cellules sécrétantes sont enveloppées d'une trame conjonctive peu développée, qui est nettement apparente sur les coupes fixées par le liquide de Lindsay et colorées par le mélange de Benda, ou encore sur le matériel fixé par les mélanges chromiques et coloré à l'hématoxyline au fer puis au mélange de Van Gieson.

A la périphérie, il existe une enveloppe continue peu épaisse, formée de fines fibrilles conjonctives, de laquelle émanent de fins septa qui s'étendent dans toute l'étendue des espaces intercellulaires virtuels en réalité, mais très manifestes sur les coupes par suite de la rétraction des tissus. Parvenues au voisinage de la portion apicale des cellules, ces fibrilles se réfléchissent à leur surface, et y dessinent une sorte d'anneau conjonctif (en réalité un cylindre), engainant l'épithélium qui limite le canal central.

Canal central. — Le canal central parcourt la glande dans la majeure partie de son étendue, suivant l'axe médio-longitudinal, et se réfléchit perpendiculairement, au niveau du sillon qui, comme on l'a vu, partage l'organe en deux lobes distincts.

La lumière du canal est irrégulièrement circulaire et a un diamètre moyen de 40 μ; elle est limitée par une couche cellu-

laire surbaissée mesurant environ 12 μ de hauteur. La démarcation de ces éléments est peu nette; l'emplacement des noyaux constitue souvent le seul indice de division des cellules; le cytoplasma est formé d'une trame assez lâche, qui se condense du côté de la lumière en un ectoplasma fortement acidophile.

A. — *Cytoplasma.*

Les cellules sécrétantes (fig. 2) constituent des prismes irréguliers, surbaissés, mesurant en moyenne 200 μ de hauteur sur 70 μ d'épaisseur; elles rayonnent assez régulièrement autour du canal central, en figurant sur les coupes transversales des sortes de secteurs (fig. 1); nous avons vu précédemment de quelle façon elles sont maintenues en place par le stroma conjonctif. Elles renferment un cytoplasma et un noyau.

Cytoplasma. — Sa structure varie non seulement d'un animal à l'autre, mais même dans une même glande d'une cellule à une autre; dans tous les cas, elle est caractérisée par la netteté de la trame spongioplasmique, bien que celle-ci soit susceptible d'affecter un développement très inégal : certaines cellules offrent l'exemple d'un cytoplasma les occupant presque entièrement, d'autres au contraire ne renferment plus qu'une charpente réduite de spongioplasma; ces modifications sont corrélatives du développement des produits d'élaboration cellulaire, qui s'accumulent dans le corps cellulaire aux dépens de la substance vivante.

Sur des coupes fines traitées par les procédés usuels d'inclusion et colorées par les méthodes indiquées ci-dessus, le cytoplasma (fig. 5) forme un réseau à mailles inégales, présentant des granulations et des épaississements nodaux; dans les cellules au début de la période de mise en charge, les mailles sont serrées; plus tard, elles s'élargissent progressivement.

Le réseau spongioplasmique est manifeste dans les préparations fixées par le liquide de Lindsay et encore plus évident après l'action du bichromate acétique; il a une réaction acidophile et, dans la plupart des préparations, il fixe uniquement le colorant acide. Cependant, la coloration par l'hématoxyline au

fer du matériel fixé par le liquide de Zenker décèle au sein de ce cytoplasma la présence de formations fixant intensivement la laque ferrique (fig. 3); leur forme et leur volume sont variables; on y trouve à la fois de fins granules, des bâtonnets trapus, des masses irrégulières et de grosses sphérules; les plus petites ont une longueur d'environ 1 μ, les plus volumineuses atteignent 6 μ.

Le bleu polychrome de Unna fournit des indications concordantes.

Il est à noter que les formations en question ne paraissent pas faire corps avec le réseau spongioplasmique, mais il est impossible de préciser leur position. Leur proportion est très variable, mais elles semblent diminuer avec la régression des travées spongioplasmiques.

Sur aucune des préparations que nous avons effectuées, l'hyaloplasma n'est conservé d'une façon satisfaisante; il disparaît, en majeure partie, au cours des manipulations.

Produits d'élaboration. — Dans toutes les cellules que nous avons eu l'occasion d'examiner, le cytoplasma (fig. 1, 2, 3, 5, 7) est creusé de cavités dont le volume est soumis à des modifications incessantes; ces espaces sont remplis sur le vivant par des produits d'élaboration dont une partie seulement persiste sur les coupes obtenues par les procédés usuels : dans ces dernières conditions, ils se distinguent du spongioplasma par leur acidophilie très marquée, plus accusée encore que celle de ce dernier (fig. 2). Dans le matériel fixé au liquide de Zenker et coloré par l'hématoxyline au fer et l'orange, le cytoplasma (fig. 3) est faiblement coloré en jaunâtre, les produits d'élaboration en jaune d'or vif; le triacide — ou la fuchsine acide et le vert de méthyle appliqués successivement — leur communique une teinte plus ou moins rouge; dans la coloration Magenta — mélange de Benda, — ils se teignent en vert; quant au bleu Unna, il ne les colore que très faiblement en bleu-vert pâle ou les laisse plus souvent incolores.

Il est à noter que les produits d'élaboration ne sont apparents que dans les vacuoles intracytoplasmiques relativement assez développées, les plus petites d'entre elles étant privées de leur

contenu réel sur les coupes. Ce résultat tient vraisemblablement à la nature primitivement liquide de ce produit, qui n'est coagulé par les réactifs que quand il a déjà subi un certain degré de concrétion. A ce point de vue, d'ailleurs, les fixateurs sont plus ou moins fidèles. Le bichromate acétique ne conserve que les produits déjà assez différenciés, à ce point que les espaces voisins de la base sont toujours vides de leur contenu, et que ce n'est qu'à partir de la portion moyenne du corps cellulaire qu'on observe, en place, des produits d'élaboration.

Les liquides de Lindsay et surtout de Bouin sont plus efficaces et permettent de conserver des produits de sécrétion moins différenciés : sur des préparations fixées par ces réactifs, les matériaux de ségrégation persistent dans des vacuoles assez petites et y affectent l'aspect de petites plages finement granuleuses, acidophiles; plus tard, la matière se concrète et en même temps qu'elle devient plus acidophile, sa réfringence augmente au point d'affecter une certaine ressemblance avec une masse de colloïde.

Mais à ce point de vue, c'est la technique : liquide de Zenker — hématoxyline au fer — orange G, qui nous a fourni les résultats les plus fidèles : dans ces conditions, les plus petites des vacuoles, ou tout au moins de très petites vacuoles, sont déjà occupées par une substance fixant intensivement l'orange et constituée par l'accumulation de très fines granulations, disposées sans ordre et laissant des vides entre elles; si on examine successivement ces formations dans les diverses zones de la cellule, on constate que de la périphérie vers le centre, elles s'accroissent progressivement en volume et en nombre, qu'elles deviennent insensiblement de plus en plus acidophiles et que finalement elles forment, à la partie distale de l'élément qui les a élaborées, un magma de granulations très réfringentes et très fortement acidophiles. En somme, les produits de ségrégation des cellules apparaissent dans les vacuoles du spongioplasma, se concrètent peu à peu et s'accumulent dans la portion apicale; elles sont d'autant plus acidophiles que leur élaboration est plus avancée, et leur abondance est en raison inverse de la proportion de cytoplasma subsistant.

B. — *Noyau et nucléole.*

Noyau. — Le noyau affecte un aspect assez peu fréquent, bien que des dispositions voisines soient réalisées chez un certain nombre d'Arthropodes; nous ne pouvons songer à passer en revue celles-ci; il nous suffira de les rapprocher de quelques-unes des figures qui illustrent deux Traités classiques récemment parus : le Traité de Cytologie de **Prenant**, **Bouin** et **Maillard** (Cellule de l'hépatopancréas de l'*Oniscus*) et les Leçons sur les Insectes de **L.-F. Henneguy**.

Les noyaux (fig. 1, 2, 4, 7) des cellules du Notonecte sont constitués par l'accumulation de granulations très fines, disposées autour d'un volumineux corpuscule.

Ces dernières formations (fig. 7) sont groupées irrégulièrement de façon à dessiner une masse ramifiée, irradiant dans les directions les plus diverses; elles sont comprises assez exactement dans le plan médian de la cellule, leur masse principale étant rejetée vers la périphérie de l'organe; cependant, un espace assez considérable les sépare toujours de la base de la cellule.

Les ondulations des granulations chromatiques sont toujours assez accusées, et, sur des coupes perpendiculaires au grand axe, même épaisses d'une dizaine de μ, le noyau dessine plusieurs lobes distincts; l'examen comparatif de coupes parallèles au grand axe — et surtout la reconstitution de coupes sériées — montre que ces diverses masses sont en continuité et que leur longueur est environ le tiers de celle de l'élément qui les loge.

Malgré ses ramifications irrégulières, le noyau siège sensiblement dans la zone centrale de la cellule; et, dans les éléments renfermant des produits d'élaboration, il est enveloppé par une gaine de cytoplasma, reliée par des trabécules à une mince couche pariétale.

Les rapports du cytoplasma et du noyau sont des plus intimes et il est difficile d'établir une ligne de démarcation précise entre ces deux formations.

Tout d'abord, il est à remarquer qu'aucun des procédés, que nous avons utilisés, ne décèle la moindre apparence de mem-

brane nucléaire; le cytoplasma, au voisinage de la partie principale du noyau, présente simplement une condensation qui s'atténue au niveau des ramifications, et qui même fait complètement défaut aux extrémités de ces dernières. A ce niveau, il n'est plus guère possible d'établir une démarcation précise entre le protoplasma et les granulations du noyau; ces dernières forment des fusées qui s'amincissent progressivement du centre vers la périphérie et entrent de plus en plus intimement au contact du cytoplasma.

Nucléole. — Toutes les teintures basiques, que nous avons employées, colorent intensivement les fines granulations ainsi que le gros corpuscule central, qui demeure réfractaire (à l'état frais) à l'action du vert de méthyle. Mais, les colorations combinées, indiquées ci-dessous, permettent de différencier l'une de l'autre ces deux formations :

	COLORATION COMMUNIQUÉE AUX :	
Colorants.	corpuscule central.	fines granulations.
—	—	—
Bleu Unna	Vert.	Bleu.
Fuchsine-Vert de méthyle	Rouge.	Vert.
Triacide	Rouge.	Vert.
Magenta-Benda	Vert.	Rouge.
Hématoxyline-Éosine	Bleu.	Bleu.
Hématoxyline au fer	Noir-bleu.	Noir-bleu.
Hématoxyline-Orange G	Jaune.	Bleu.
Kernschwartz-Orange G	Orange.	Grisâtre.

Par conséquent, il est rationnel d'assimiler le corpuscule central à un nucléole véritable et les fines granulations à des grains de chromatine.

Le nucléole est toujours volumineux, sa longueur atteignant fréquemment 15-20 μ; il peut affecter la forme d'un épais bâtonnet, d'une sphère irrégulière ou d'un croissant; il est le plus souvent unique, mais parfois double.

C. — *Évacuation des produits de sécrétion.*

Le canal central de la glande, d'une façon à peu près constante, est rempli, en proportion variable, de la substance même qui se collecte à la portion apicale de la cellule.

A n'examiner que les préparations, l'explication de ce phénomène est simple; en effet, nombre de cellules (fig. 1, *ce*) se terminent par une sorte de panache de produits de sécrétion, faisant hernie au sommet et se déversant dans la lumière canaliculaire; au pourtour de l'orifice par lequel fuse la sécrétion, on retrouve la structure normale de l'épithélium; nulle part, on ne peut constater de signes d'éversion ni de refoulement brusque; malgré la netteté des images microscopiques, malgré la constance des phénomènes, nous ne croyons pas pouvoir affirmer qu'il s'agit là d'un phénomène normal de décharge, et non d'une apparence provoquée par l'action brutale des réactifs, car il nous a été impossible de vérifier la réalité du fait sur le tissu vivant.

A l'époque où régnait sans conteste la théorie vésiculaire de la sécrétion[1], de telles figures auraient été vraisemblablement considérées comme l'expression d'un processus naturel; mais, actuellement, bien qu'on ne retrouve ici aucune des images d'effraction, qui sont à la base de la plupart des descriptions de sécrétion vésiculaire, il faut réserver la question, de nouveaux arguments étant indispensables pour permettre de considérer cette décharge comme un phénomène naturel[2].

A ce point de vue, d'ailleurs, les observations récentes de **L. Semichon** (10) prescrivent la plus grande prudence; en faisant agir sur le tube intestinal du *Bombus agrorum* Fabr. divers fixateurs, cet auteur a constaté des modifications importantes; en particulier les « réactifs, agissant sur l'organe frais, déterminent une contraction brusque de ce dernier. En même temps, les cellules expulsent, d'un seul coup, les grains de sécrétion qu'elles renferment ».

D. — *Cellules de la larve.*

Les cellules des larves, surtout celles des larves jeunes, pré-

1. A ce propos, rappelons les images artificielles observées par l'un de nous (**8**) sur les plexus choroïdes, consécutivement à l'action de certains fixateurs.

2. Dans une cellule parvenue au stade de charge maxima, le cytoplasma est extrêmement réduit; nous ne pouvons, dans le présent travail, aborder la question de la régénération des éléments.

sentent, dans leur structure des différences sensibles comparativement aux mêmes éléments de l'adulte.

Chez des larves de 4,5 millimètres de longueur, un premier fait est à noter : la faible dimension des éléments; la longueur oscille, en effet, autour de 70 μ, le noyau a un diamètre de 16 μ, et le nucléole mesure en moyenne 10 μ; la chromatine est peu abondante; mais ce qui frappe surtout, c'est la forme du noyau (fig. 6) qui ne diffère en rien de ceux des autres organes céphaliques; il est arrondi au lieu d'être rameux et les granulations basophiles qu'il renferme sont nettement délimitées par un trait régulier et réfringent (comparer les fig. 6 et 7).

En regard de cette structure, il convient de signaler celle du cytoplasma, qui diffère profondément de celui des cellules de l'adulte par son faible volume, par sa différenciation à peu près nulle ou tout au moins peu accusée ainsi que par l'absence de produits de ségrégation à réaction franchement acidophile.

*
* *

III. — Résumé et conclusion.

Les présentes observations, dont le résumé a été communiqué à la Société de Biologie dans la séance du 17 décembre 1904 (9), sont relatives aux éléments qui, chez le *Notonecta glauca* L., constituent les deux volumineuses glandes salivaires (?, **L. Dufour**) situées dans la région frontale, en avant et au-dessus des ganglions cérébroïdes.

Examinées à l'état frais, soit dans le sérum artificiel, soit encore dans la solution acétique de vert de méthyle, ces glandes se montrent formées par de volumineuses cellules de forme polyédrique, disposées radialement autour d'un canal central et affectant des aspects variables, que relient les uns aux autres des transitions insensibles. Toutes, cependant, offrent ce caractère commun de renfermer un noyau formé de très fines granulations basophiles irradiant irrégulièrement dans le cytoplasma et groupées sans ordre autour d'un gros corpuscule réfractaire à l'action du vert de méthyle.

Le cytoplasma est constitué par une trame très apparente, dont les mailles sont remplies par un hyaloplasma fluide; il offre un développement inégal suivant les éléments envisagés. Dans certains de ceux-ci, il représente la majeure partie du volume total, alors que dans d'autres, il est réduit à quelques travées réunissant le noyau à la couche pariétale; les intervalles intertrabéculaires sont alors remplis par une substance plus ou moins granuleuse.

L'étude des coupes traitées par les procédés usuels complète ces premières indications :

La glande est enveloppée par une capsule conjonctive, dont émanent de minces septa, qui séparent les cellules les unes des autres; ces dernières, sur les coupes transversales, dessinent schématiquement des triangles isocèles, à base périphérique; leur sommet est en rapport avec le canal excréteur, qui occupe assez exactement le centre de l'organe.

Le spongioplasma dessine une trame à larges mailles, dont le contenu disparaît partiellement au cours des manipulations; il a une réaction acidophile, mais il est parsemé de corpuscules sidérophiles. Les deux parties qui constituent essentiellement le corps cellulaire affectent un développement corrélatif du stade fonctionnel, le spongioplasma diminuant progressivement jusqu'à la fin de la période de mise en charge, où il se trouve réduit à deux minces couches, l'une pariétale, l'autre périnucléaire, réunies entre elles par de minces tractus irréguliers.

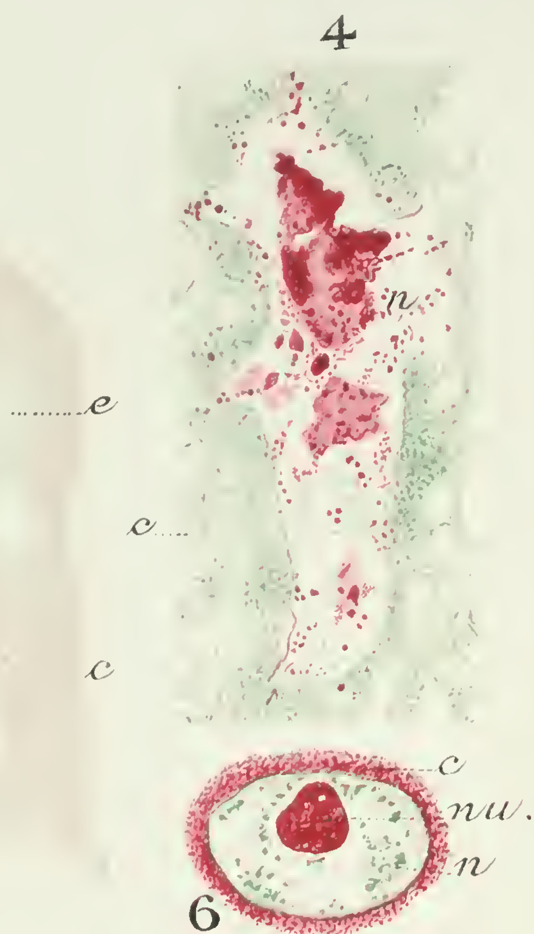
Les espaces libres sont occupés par des produits d'élaboration plus ou moins granuleux, en tout cas plus fortement acidophiles que le spongioplasma, s'accumulant finalement dans la portion apicale de la cellule.

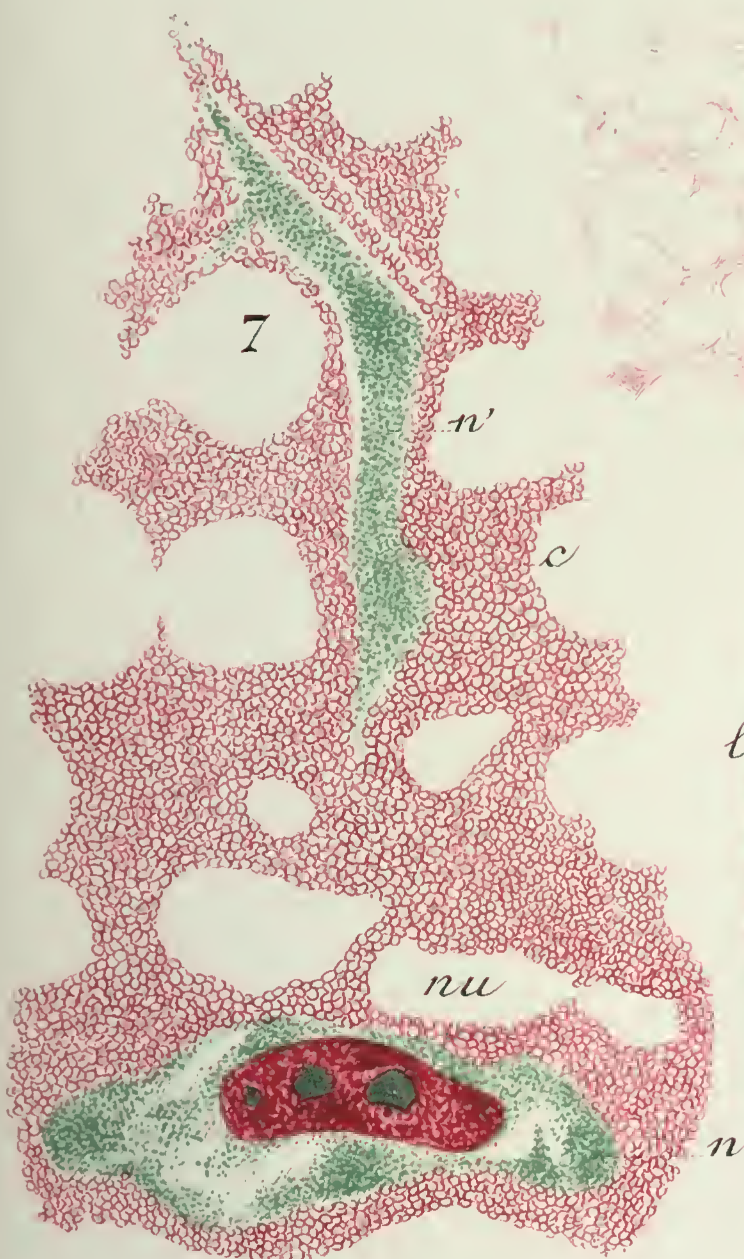
Le noyau siège dans la zone centrale de la cellule; il se distingue par sa forme irrégulière, rameuse et par l'absence de contours précis. Il est formé par un gros nucléole acidophile autour duquel sont éparses de très nombreuses granulations; il irradie en divers sens et fuse dans le cytoplasma sous forme de traînées, dépourvues de lignes de démarcation nette.

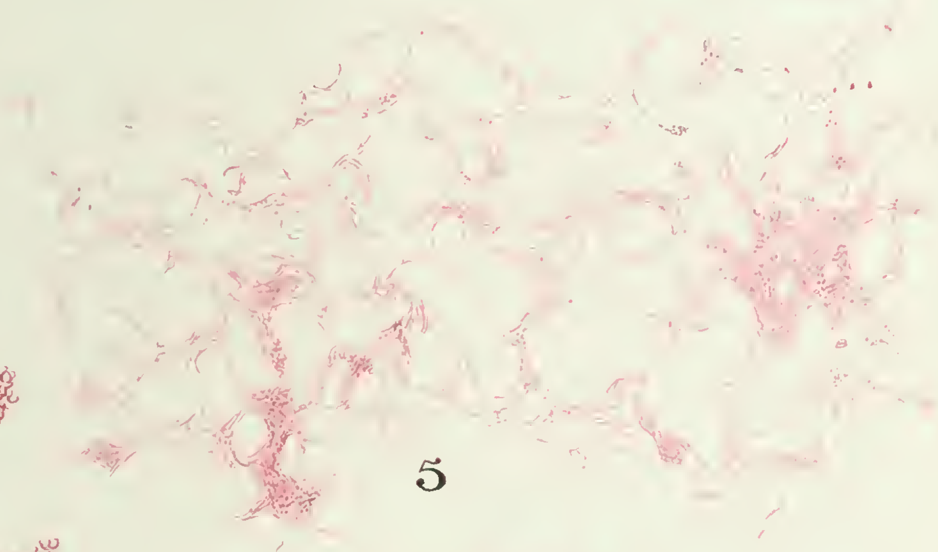
Les faits ci-dessus relatés établissent que les cellules des glandes salivaires du Notonecte sont le siège d'une élaboration

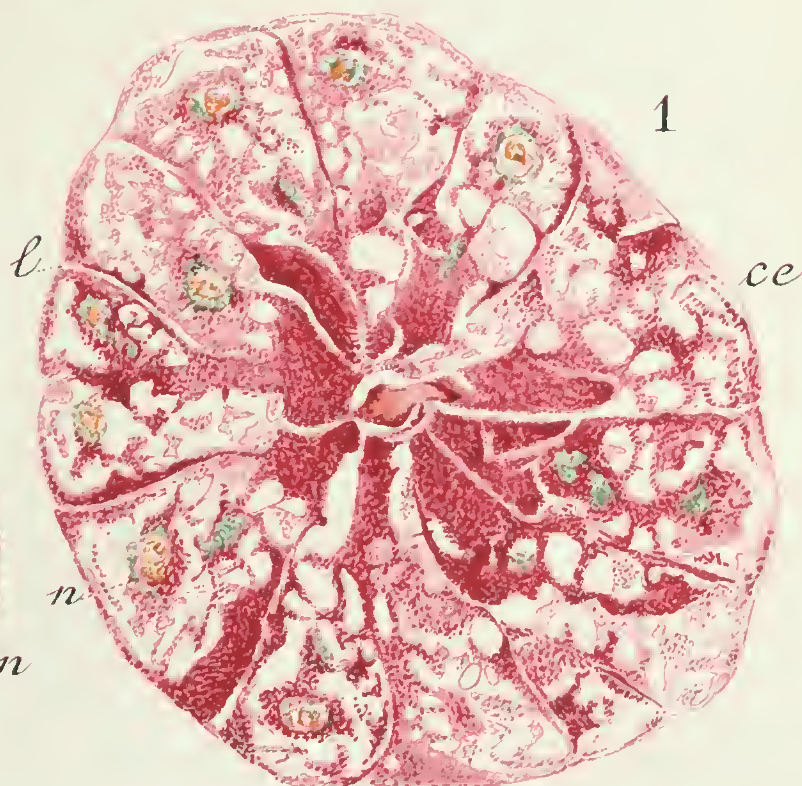












Bessin lith. Masson & Cie Editeurs Imp. Ch. Mannoury Paris

active. A ce propos, il importe de signaler le fait que, chez la larve, où le cytoplasma est ou homogène, ou peu différencié, le noyau, bien qu'également constitué par un gros nucléole acidophile et de nombreux et fins grains de chromatine, diffère cependant de celui de l'adulte par son moindre volume, par sa forme sphérique ainsi que par sa limitation précise.

Bibliographie.

1. Bordas (L.). — Anatomie des glandes salivaires de la Nèpe cendrée (*Nepa cinerea L.*). *Comptes rendus hebdomadaires des séances de la Société de Biologie*, t. LVII, 667-669, 1904.
2. Dufour (L.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères, accompagnées de considérations relatives à l'histoire naturelle et à la classification de ces Insectes. *Mémoires présentés par divers savants à l'Académie royale des Sciences de l'Institut de France. Sciences mathématiques et physiques*, t. IV, 131-461, spécialement 263-265, 19 pl., spécialement Pl. VII, fig. 89 et 91, 1833.
3. Field (H.-H.) et Martin (J.). — Contribution à la technique microscopique. *Bulletin de la Société zoologique de France*, t. XIX, 48-54, 1904.
4. Leydig (Fr.). — Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere, 1 vol. in-8°, 174 p., 8 pl., 47-48, Bonn, 1883.
5. Locy (W.-A.). — Anatomy and Physiology of the Family Nepidæ. *American Naturalist*, 250-255 et 353-367, t. XVIII, 4 pl., 1884.
6. Marshall (W. M. S.) et Severin (H.). — Cité d'après Bordas (1).
7. Metalnikoff (S.). — Sur un procédé nouveau pour faire des coupes microscopiques dans les animaux pourvus d'un tégument chitineux épais. *Archives de zoologie expérimentale*, Notes et Revues, n° 4, lxvi-lxvii, 1904.
8. Pettit (Auguste) et Girard (Joseph). — Sur la fonction sécrétoire et la morphologie des plexus choroïdes des ventricules latéraux du système nerveux central. *Archives d'anatomie microscopique*, 213-264, 1 pl., t. V, 1902.
9. Pettit (Auguste) et Krohn (Alfred). — Sur l'évolution des glandes salivaires du Notonecta glauca L. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, t. LVII, 566-568, 1904.
10. Semichon (L.). — La sécrétion dans l'intestin moyen du *Bombus agrorum* Fabricius. *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle*, n° 7, 527-528, 1902.
11. Wedde (H.). — Beiträge zur Kenntniss des Rhyncotenrüssels. *Archiv für Naturgeschichte*. Ann. 51, t. I, 113-143, 2 pl., 1885.

Explication de la Planche XIII.

Toutes les figures sont relatives à la glande salivaire du *Notonecta glauca* L.

Fig. 1. — Coupe transversale de la glande. Les cellules sont séparées les unes des autres par des espaces *l* plus ou moins larges, occupés partiellement par du tissu conjonctif; elles renferment un noyau *n*, formé de granulations basophiles et d'un nucléole acidophile; elles limitent un canal central; l'une d'elles *cc* déverse les produits d'élaboration dans le canal central. Bichromate acétique; fuchsine acide, vert de méthyle. Leitz, obj. 4, oc. 2.

Fig. 2. — Vue d'ensemble d'une cellule. *c*, cytoplasma; *e*, produits d'élaboration acidophiles; *n*, noyau (le nucléole volumineux n'est pas différencié chromatiquement). Lindsay, Magenta-Benda. Leitz, obj. 5, oc. 2.

Fig. 3. — Vue d'ensemble d'une cellule; coupe tangentielle. *c*, cytoplasma; *e*, produits d'élaboration acidophiles; *cs*, corpuscules sidérophiles. Zenker; hématoxyline au fer et Orange G. Zeiss, imm. apochr. 1,5/1,30, oc. 1.

Fig. 4. — Noyau *n* entouré du cytoplasma *c* avoisinant. Lindsay, Magenta-Benda. Leitz, imm. homog. 1/16, oc. 4.

Fig. 5. — Réticulum spongioplasmique. Bichromate acétique; fuchsine. Zeiss, imm. apochr. 1,5/130, oc. comp. 4.

Fig. 6. — Noyau d'une cellule de larve de 4,5 millimètres. *c*, cytoplasma; *n*, chromatine; *nu*, nucléole. Bichromate de potasse, fuchsine-vert de méthyle. Zeiss, imm. apochr. 1,5/130, oc. 2.

Fig. 7. — Noyau d'une cellule d'adulte. *c*, cytoplasma légèrement schématisé; *n* et *n'*, deux lobes du noyau formés de granulations de chromatine; *nu*, nucléole. Mêmes technique et grossissement que figure 6.

ÉTUDE

DE LA

RÉGRESSION DE LA QUEUE CHEZ LES TÊTARDS DES AMPHIBIENS ANOURES

Par **A. GUIEYSSE**

PLANCHES XIV ET XV.

INTRODUCTION.

La disparition de la queue, chez les têtards des Amphibiens anoures, est un des phénomènes biologiques dont l'évolution est des plus difficiles à suivre. Les auteurs qui s'en sont occupés, **Mayer**, **Metchnikoff**, **Barfurth**, **Loos**, **Bataillon**, **Noetzel** et **Anglas**, non seulement ne sont pas toujours d'accord sur la disposition des éléments, mais encore diffèrent complètement sur l'interprétation des phénomènes. **Metchnikoff**, le premier, a rapporté le travail de régression à l'action des phagocytes. **Barfurth** et **Loos** admettent que les éléments se dissolvent d'eux-mêmes. **Bataillon** fait dépendre la régression de tous les tissus de l'action des leucocytes; d'après cet auteur, muscles, peau, corde dorsale, système nerveux sont détruits, et leurs débris emportés par les leucocytes. **Noetzel** a supprimé l'action des leucocytes, et montre que les cellules dégénèrent d'elles-mêmes par le procédé de la chromatolyse[1]. **Anglas** repousse aussi la phagocytose.

Devant tant de divergences d'opinion, j'ai repris la question,

1. Je m'empresse de dire que je suis, à quelques points de détail près, entièrement de l'avis de **Noetzel**.

et j'ai été frappé de ce fait que, si quelques auteurs ont cherché à élucider la cause première de la disparition de la queue, aucun n'a vu dans l'évolution régressive, prise dans son ensemble, la filiation qui existe cependant entre la désorganisation des divers tissus. Pour la plupart, une cause influe sur la nutrition, et tous les organes dégénèrent plus ou moins ensemble. Pour **Barfurth** et **Loos**, c'est l'inanition qui est la cause première. Pour **Bataillon**, c'est l'asphyxie, et par une argumentation très serrée, des expériences très délicates et des conclusions parfaitement logiques, il semble qu'il arrive à prouver le bien fondé de son hypothèse; et même, par des considérations anatomiques parfaitement observées, il met à néant la plus forte des objections que l'on pourrait lui faire : Pourquoi la queue des Anoures disparaît-elle, alors que celle des Urodèles persiste? **Bataillon** démontre que l'asphyxie par suite de la disposition des branchies et des artères des Urodèles ne saurait se produire. Il démontre aussi que l'inanition n'a aucune action sur la régression de la queue. Cependant la question est loin d'être tranchée, car dans une communication récente à la Société de Biologie, **G. Bohn** reprend la thèse de l'inanition.

Quelle que soit la cause que les auteurs admettent, on remarque qu'ils placent leurs chapitres un peu au hasard, sans les relier les uns aux autres; ils prennent un tissu, puis passent à un autre sans indiquer la raison qui les pousse à choisir celui-ci plutôt que celui-là. Or, il m'a semblé que ce procédé était défectueux et laissait dans l'ombre un des points les plus intéressants : l'évolution régressive considérée dans son ensemble.

Il suffit de regarder des coupes de queues de plus en plus diminuées de longueur, à de faibles grossissements, pour se rendre compte que certains tissus conduisent cette régression alors que d'autres la subissent. Ainsi que nous l'étudierons plus loin en détail, on voit, à mesure que la queue diminue, le tissu conjonctif s'hyperplasier de plus en plus et le tissu musculaire disparaître peu à peu ; à la place des fibres musculaires apparaissent de petits trousseaux de tissu fibreux. C'est à cause de ces changements que la queue diminue. L'hyperplasie et la condensation du tissu conjonctif, la disparition et la transformation des fibres

musculaires sont des phénomènes directeurs. De ces phénomènes résultent la rétraction de la peau ainsi que l'écrasement de la corde dorsale et des organes nerveux; soumises à des actions mécaniques puissantes, leurs cellules ne tardent pas à se désorganiser.

De ces faits, dont nous suivrons l'évolution dans le plus grand détail, j'ai cru pouvoir conclure que les phénomènes qui accompagnent la condensation du tissu conjonctif et des muscles (car c'est bien une condensation avant de devenir une régression) sont des phénomènes actifs, tandis que la dégénérescence des autres tissus est un phénomène passif; j'ai eu des cas anormaux qui m'en ont bien donné la preuve. Dans ces cas la corde avait échappé à la rétraction et la dégénérescence des cellules ne s'effectuait pas.

C'est pourquoi, après avoir étudié, ainsi que je le dis plus haut, l'anatomie descriptive de queues de plus en plus diminuées, je diviserai l'étude histologique en deux chapitres : régressions actives et régressions passives. Dans le premier chapitre j'étudierai la condensation du tissu conjonctif et la transformation des muscles; dans le second chapitre la rétraction de la peau et le refoulement de la corde dorsale et des organes nerveux, rétraction et refoulement qui entraînent la dégénérescence de leurs cellules.

Objets d'étude et technique.

J'ai examiné trois espèces différentes d'Amphibiens anoures : *Bufo vulgaris*, *Rana temporaria* et *Rana esculenta*; les points de détail ont été parfois un peu différents, mais le plan général est toujours bien le même; certains phénomènes s'atténuent dans une espèce, s'exagèrent dans une autre et ces différences pourront nous servir à établir des points de comparaison dans le perfectionnement de l'évolution.

Je ne me suis jamais servi que de coupes; d'accord en cela avec **Noetzel**, j'ai repoussé absolument les préparations par dissociation; je crois qu'elles ne peuvent donner que des résultats inexacts; ainsi **Loos**, étudiant par ce procédé les sarcolytes, les séparait des phagocytes, sa statistique le prouve bien; il ne

trouve plus que 5 à 6 p. 100 de sarcolytes englobés dans les phagocytes alors que **Bataillon** par des coupes élève leur nombre à 95 p. 100 environ. Je ne crois pas non plus que ce procédé soit bon pour étudier sur le vivant; **Bataillon** a étudié ainsi la dégénérescence des cellules du tissu conjonctif; je crois qu'on les met dans une situation trop différente de l'état normal pour que les dégénérescences qu'on y observe puissent être rapportées au processus réel.

Pour toutes ces raisons, je ne me suis donc adressé qu'aux coupes sur des objets fixés par les liquides de Zenker, de Bouin et de Flemming. Les meilleures coupes d'ensemble m'ont été données après l'inclusion au collodion; l'imprégnation des queues est assez difficile par la paraffine, à cause de la corde qui est mal pénétrée, mais si, par ce procédé les coupes d'ensemble présentent des défauts, c'est cependant à lui que je me suis toujours adressé pour l'étude des cellules.

Les pièces fixées par le liquide de Zenker et celui de Bouin ont été colorées à l'hématéine et à l'éosine et l'orange. Je me suis aussi servi du picro-carmin pour la recherche du tissu élastique péricordique. Celles fixées au liquide de Flemming, par la safranine ou le rouge Magenta seuls ou avec le carmin d'indigo picriqué comme colorant protoplasmique. J'ai utilisé pour contrôler certains détails l'hématoxyline au fer; c'est le colorant électif par excellence pour l'étude des boyaux de Bataillon et pour celle de la striation des sarcolytes.

Les coupes ont été faites dans des directions variées, coupes transversales, coupes longitudinales verticales, passant par l'axe de la queue, ou en dehors dans les masses musculaires; coupes longitudinales horizontales. Souvent les coupes sériées ont été nécessaires.

Anatomie.

Avant de commencer cette étude, je rappellerai en quelques mots comment se présente la régression de la queue sur l'animal vivant. Cette queue, ainsi que nous allons l'étudier en détail, est composée d'un axe charnu formé au centre de la corde dorsale, de la moelle épinière, de l'aorte caudale, et tout autour

des masses musculaires; sur cet axe s'insèrent les deux membranes natatoires formées de tissu muqueux (le lophioderme) contenant de nombreux capillaires et des nerfs et recouvertes par la peau. Tant que l'animal n'a pas de pattes, cette queue lui sert à la natation; bientôt les pattes postérieures apparaissent, puis les pattes antérieures; et le corps commence à s'effiler et à prendre la forme définitive. Pendant que les pattes antérieures se développent, on voit les membranes disparaître; mais la queue a encore toute sa longueur; ce fait est excessivement important à noter, car c'est sur son étude détaillée que je pourrai établir le phénomène de la condensation du tissu conjonctif, premier phénomène actif. A la place des membranes disparues, on voit deux petites crêtes basses qui persisteront jusqu'au bout. A ce moment, bien que la queue soit devenue un organe à peu près inutile, elle est encore douée de mouvements très énergiques, et nous verrons ces mouvements persister pendant longtemps; ce n'est que lorsqu'elle sera diminuée des deux tiers environ, qu'elle sera tout à fait inerte.

Bientôt l'animal quitte l'eau, se sert de ses pattes comme l'adulte dont il a la forme exacte et le moignon de la queue disparaît sans laisser de traces apparentes.

Sur les trois espèces d'animaux que j'ai observées, la queue m'a paru être toujours construite sur le même type. Nous allons l'étudier sur des coupes transversales et longitudinales.

Sur une coupe transversale (fig. 1) on voit au centre la corde dorsale; sa section est circulaire ou plutôt elliptique à grand axe vertical, souvent parfaite, d'autres fois légèrement déformée par des masses musculaires qui la repoussent un peu. Elle est entourée d'une couche spéciale de tissu conjonctif généralement désignée sous le nom de couche squelettogène. Cette couche s'applique intimement contre la corde, mais vers le tiers inférieur et le tiers supérieur, de chaque côté, elle se divise en deux, la partie interne continue à faire le tour de la corde, la partie externe se dirige en ligne droite en dedans sur une petite longueur, et rencontre la partie symétrique au-dessus et au-dessous de la corde sur la ligne médiane. De cette façon se trouvent délimités sur la coupe deux petits triangles isocèles entourant,

le supérieur, la moelle épinière, l'inférieur, l'aorte caudale. Ces deux organes sont donc enfermés sur toute leur longueur dans une espèce d'étui prismatique triangulaire dont la base correspond à la corde. Du sommet de ces triangles, part, en haut et en bas, une cloison médiane qui se dirige vers les membranes nata-

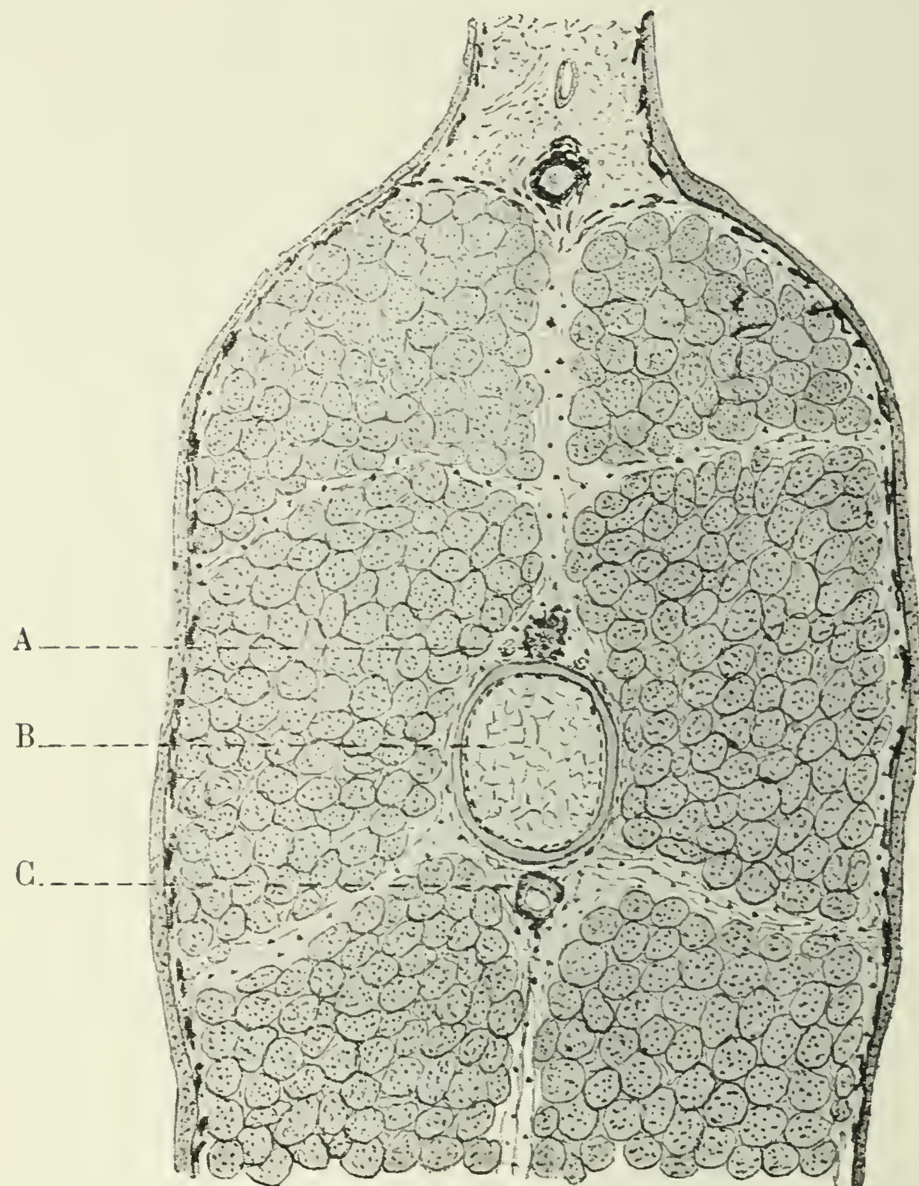


Fig. 1. — Coupe transversale de la queue, vers le tiers antérieur. — A, moelle épinière. — B, corde dorsale. — C, aorte caudale.

toires et divise ainsi la queue longitudinalement en deux parties symétriques droite et gauche. Arrivée près des membranes, cette cloison se sépare en deux, chaque partie se dirige en dehors des deux côtés et vient se perdre dans le derme. Les deux grandes loges ainsi délimitées de chaque côté de la corde contiennent les fibres musculaires. Elles sont subdivisées en un certain nombre de loges secondaires par des tractus irréguliers qui partent de la cloison médiane et vont se perdre dans le derme.

Au point où la cloison médiane se divise en haut et en bas,

on observe deux veines, supérieure et inférieure, placées symétriquement.

Près de la moelle, mais placés en dehors de l'étui membraneux qui la contient, on observe de place en place des ganglions nerveux.

La cloison intermusculaire est très riche en cellules pigmentaires, on en voit principalement autour de la moelle et de l'aorte

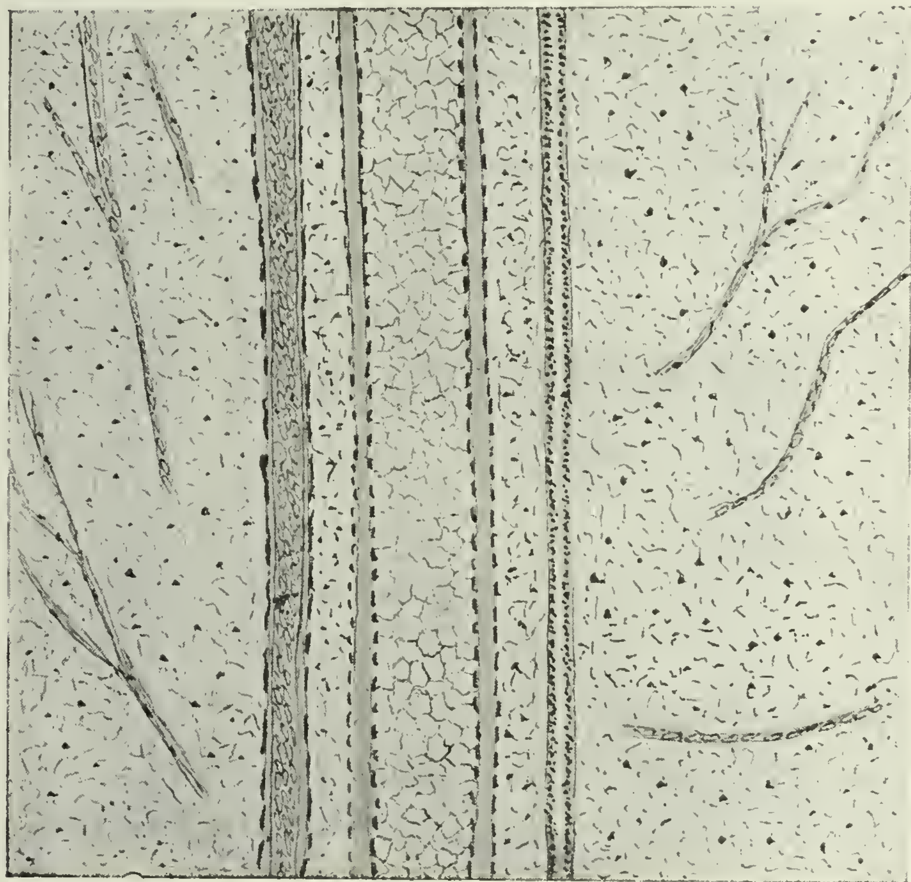


Fig. 2. — Coupe longitudinale, verticale, passant exactement au milieu. — A, moelle épinière. B, corde dorsale. — C, aorte caudale.

caudale où ces cellules dessinent un trait noir ininterrompu ; au point où la cloison se réfléchit pour aller rejoindre le derme, on en observe aussi une grande quantité, et la veine qui se trouve en ce point en est complètement entourée ; il y en a aussi beaucoup dans le derme.

Pour observer la disposition des fibres musculaires, il faut examiner une coupe longitudinale horizontale, ou, si nous faisons une coupe verticale, la faire passer en dehors du plan médian ; sur une coupe verticale parfaitement médiane (fig. 2), le rasoir ne rencontrera que les cloisons conjonctives, nous verrons donc, au centre, la corde qui s'étend en ligne droite d'un bout à l'autre, au-dessus et en dessous d'elle, noyées dans du tissu con-

jonctif dense, entièrement coloré en noir par les cellules pigmentaires, la moelle et l'aorte caudale, puis la cloison elle-même riche en capillaires et en nerfs.

Sur une coupe horizontale ou verticale, en dehors du plan médian (fig. 3), nous passons au contraire en pleine masse musculaire; on observe alors que des raphés parallèles se dirigent obliquement en bas et en dehors et délimitent des loges en forme de parallélogrammes réguliers et symétriques. Les

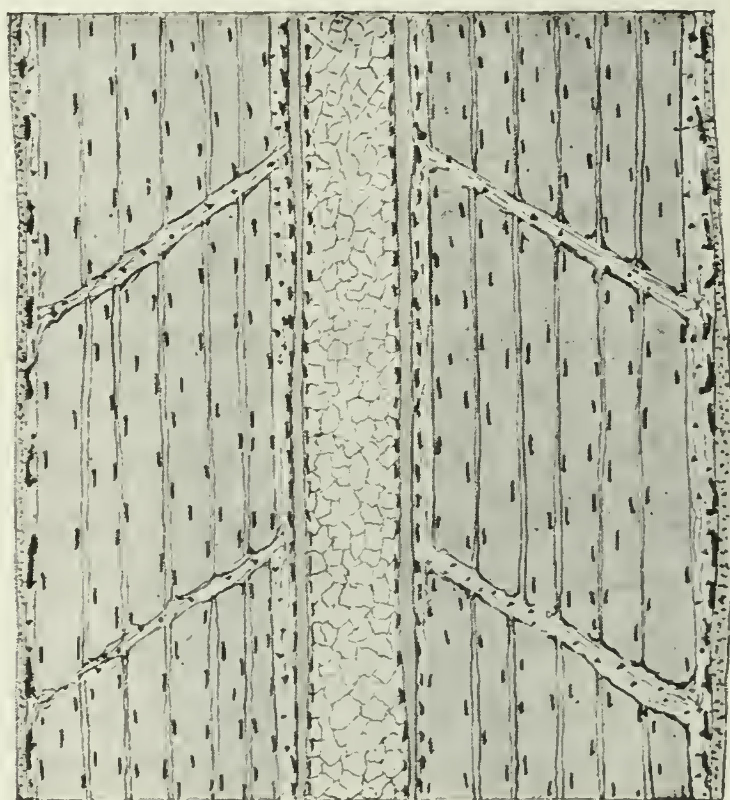


Fig. 3. — Coupe longitudinale verticale, passant en dehors de l'axe de la queue.

fibres vont d'un raphé à l'autre parallèlement à l'axe de la queue; elles remplissent tout l'espace et, dans la queue intacte, elles sont excessivement serrées.

Près de la base, les raphés se réduisent à une fine ligne oblique entre les fibres, mais, à mesure que l'on approche de l'extrémité de la queue, les raphés augmentent beaucoup d'épaisseur et les fibres diminuent.

De chaque côté des masses musculaires, en haut et en bas, s'étendent les membranes natatoires; elles sont très larges et atteignent chez certaines espèces près d'un demi-centimètre. La membrane inférieure est un peu plus large que la supérieure. Sur une coupe on les voit formées de tissu mésenchymateux très clair, très lâche, désigné sous le nom de *lophioderme* et contenant une grande quantité de capillaires.

La peau, assez mince, recouvre toute la queue d'une couche présentant partout la même épaisseur; elle est doublée d'un derme peu serré sur une queue intacte, très riche en cellules pigmentaires; on en voit aussi une assez grande quantité dans l'épiderme.

Examinons maintenant la coupe transversale d'une queue dont les membranes natatoires ont disparu; nous constatons qu'elles persistent sous la forme d'une crête linéaire qui s'étend d'un bout à l'autre de la queue et que nous retrouverons jusqu'à la fin; mais un changement capital est survenu dans leur constitution; le tissu lâche et clair qui formait les membranes, s'est transformé dans ces crêtes en un tissu compact, très fibreux, rempli de cellules; la peau tirée en dedans est devenue beaucoup plus épaisse; les cellules épidermiques s'étagent maintenant sur sept ou huit rangées, au lieu de deux ou trois, la basale est devenue énorme. Nous voyons donc tout de suite que le tissu mésenchymateux s'est condensé sur lui-même et par cette condensation a fait rétracter la peau. Dans ce premier changement, nous constatons immédiatement les deux phénomènes actif et passif que nous allons retrouver partout. Condensation active du tissu conjonctif entraînant la rétraction passive de la peau.

Si nous passons maintenant à une queue qui commence à diminuer de longueur; nous voyons sur une coupe longitudinale, que, de place en place, des fibres musculaires sont transformées et dégénèrent suivant un processus que nous étudierons plus loin; la dégénérescence de ces fibres présente ceci de particulier, qu'elle ne semble pas s'organiser régulièrement; çà et là, un peu partout, on voit une fibre qui dégénère au milieu de fibres intactes.

Sur une queue diminuée environ de moitié, ces phénomènes se sont beaucoup accusés, l'hyperplasie du tissu conjonctif se fait sentir partout; principalement autour de la corde dorsale le tissu squelettogène a augmenté de quatre ou cinq fois de son épaisseur primitive; il semble que cette hyperplasie (hyperplasie réelle, car, comme nous l'étudierons plus loin, il y a augmentation des cellules par division directe) est en rapport

avec la résistance des tissus passifs; c'est ainsi que la couche squelettogène augmente plus que le derme. Sous cette poussée interne, la corde se plisse; la basale de la peau tirée en arrière, ou bien se plisse, ou bien s'épaissit. La moelle décrit bientôt de véritables circonvolutions, les nerfs à ce moment sont à peu près intacts, mais présentent cependant des ondulations. Ces organes se laissent donc déplacer et déformer par les forces mécaniques internes.

Il en est tout autrement pour les muscles; là on ne voit pas de plissement, mais les fibres ont considérablement diminué de nombre; elles sont très éclaircies, et, parmi elles, on en voit, un peu partout, qui sont dégénérées et qui sont remplacées par des amas de sarcolytes; on constate aussi que le tissu conjonctif a envahi les muscles; mais la présence de nombreux sarcolytes dans ce tissu, sa constitution un peu différente du tissu conjonctif voisin nous montrent déjà que ce tissu est un tissu de nouvelle formation et qu'il provient, comme je l'établirai plus loin, des cellules musculaires. Cette transformation du muscle en tissu conjonctif est donc une variété de l'hyperplasie générale du tissu conjonctif; c'est un phénomène de même ordre, compliqué seulement par la nécessité de la disparition des fibres.

Lorsque la queue est réduite à l'état de moignon long de quelques millimètres, nous trouvons au centre la gaine de la corde dorsale ramassée sur elle-même, écrasée, pliée comme un paquet; elle est ouverte en plusieurs endroits, et le tissu propre de la corde s'en est échappé et s'est complètement transformé. La moelle et les nerfs sont maintenant très désorganisés; la myéline s'est ramassée en boules, les cylindre-axes ont disparu; toutefois les cellules de la moelle semblent peu altérées; ces organes décrivent maintenant de véritables circonvolutions assez serrées. Il ne reste presque plus de fibres musculaires; le tissu conjonctif est devenu très fibreux et très dense, il est rempli de vaisseaux gorgés de sang, et, par une diapédèse, si abondante qu'elle doit provenir de ruptures vasculaires, les globules rouges sont sortis en masse et ont diffusé dans le tissu conjonctif. Par place on observe encore quelques fibres muscu-

laires qui n'ont pas dégénéré. Ces fibres sont alors pliées sur elles-mêmes ; elles sont assez rares. La peau est devenue très épaisse et présente des villosités recouvertes d'une couche cornée plus ou moins développée, suivant l'espèce examinée. Partout on constate la présence de pigment en abondance; ce pigment provient pour la plus grande partie des cellules conjonctives pigmentaires que j'ai signalées au début, mais qui étant maintenant rassemblées dans un très petit espace se remarquent plus; une autre partie provient d'une accumulation de pigment qui se fait dans beaucoup de cellules avant leur dégénérescence, accumulation qui a été appelée dégénérescence pigmentaire et que je discuterai plus loin. Les cellules de la peau, de la moelle, des ganglions et de la corde présentent partout les phénomènes de la dégénérescence chromatolytique.

C'est par cette étude des phénomènes d'ensemble, laissant de côté les dégénérescences intimes des cellules que j'ai cru pouvoir classer les phénomènes en actifs et passifs. Ce qui ressort de tout ce que je viens de décrire, c'est que ni le tissu conjonctif, ni les muscles ne subissent le contre-coup de la diminution de la queue, mais au contraire, ces tissus en provoquent la diminution par leur rétraction. **Bataillon** a donc pu dire fort justement que le muscle seul ne présente pas les traces d'une rétraction mécanique; j'y ajouterai le tissu conjonctif. Ces tissus ne dégénèrent pas, ils se transforment. Au contraire les autres tissus sont placés par ces transformations dans un état de nutrition tel qu'ils sont obligés de dégénérer; il y a, pour ainsi dire, lutte entre ces deux séries de tissus; les tissus passifs résistant à l'action des tissus actifs; cette lutte est visible dans la peau par la présence de cellules en karyokinèse qui y sont fréquentes. L'explication de ce fait anormal d'un tissu tendant à s'accroître alors qu'il est destiné à disparaître a été ainsi donnée par **Bataillon** : « Irritation mécanique d'où tendance à la multiplication. » Cette explication ne me semble pas très satisfaisante, et je crois plutôt que ce tissu, troublé dans sa nutrition par sa situation sur une basale qui se plisse ou se condense, dégénère forcément, mais que ses cellules conservent encore cette force d'accroissement qui caractérise les tissus

embryonnaires et ne tendraient qu'à se multiplier si une force plus grande ne les obligeait à dégénérer. Il ne faut donc voir dans ce phénomène que le souvenir de l'évolution primitive.

Ce fait, que les tissus passifs n'ont aucune tendance par eux-mêmes à la régression, m'a été prouvé pour la corde d'une façon absolument démonstrative par une anomalie curieuse que j'ai signalée dans l'introduction. Dans ce cas, dont j'étudierai plus loin l'histologie en détail, la corde était restée libre à l'extrémité de la queue en régression et formait un petit filament externe (voir fig. 5, p. 417). Il avait dû y avoir une solution de continuité à l'extrémité de la queue, et, non soumise à la traction interne, la corde ne s'était point rétractée; la gaine plus intimement unie au tissu squelettogène avait été tirée en arrière, mais la corde elle-même avait subsisté et ses cellules ne présentaient aucune trace de dégénérescence.

Si, par un tel fait, l'action mécanique peut être assez bien prouvée, il n'en est pas toujours ainsi, et ici se pose une question très délicate : jusqu'à quel point les phénomènes sont-ils d'une part absolument actifs, d'autre part absolument passifs? En somme, la queue du têtard forme un tout qui disparaît sans laisser de trace, et si parfois nous trouverons quelques fibres musculaires, demeurées intactes lorsque la plupart ont disparu, et qui subissent des tractions mécaniques se traduisant par des plissements, il nous sera assez difficile de refuser tout travail actif à la peau dans le cas de la *Rana temporaria*. Les phénomènes passifs très accentués pour ce tissu chez *Bufo vulgaris*, un peu moins chez *Rana esculenta*, ont presque disparu chez *Rana temporaria*; ici la peau dégénère assez rapidement pour ne pas subir de déformations mécaniques.

Ces différences me permettent de supposer que, chez les ancêtres des Amphibiens anoures, les phénomènes actifs et passifs ont dû être très tranchés, mais à mesure que les animaux se sont perfectionnés ces phénomènes se sont plus ou moins mélangés sans pourtant disparaître totalement. Je dirai donc qu'il y a plus qu'un simple retard entre la régression du tissu conjonctif et des muscles et celle de la peau, de la corde dorsale et des organes nerveux, mais qu'il y a là plutôt, dans ces diffé-

rences, une relation de cause à effet plus ou moins marquée suivant les progrès de l'évolution [1].

Ce sont ces considérations qui me permettent donc de diviser l'étude histologique qui va suivre en deux chapitres principaux : phénomènes actifs et phénomènes passifs; le premier comprenant l'étude de la régression du tissu conjonctif et des muscles, le second celle de la peau, de la corde dorsale et des organes nerveux.

Phénomènes actifs.

1° *Tissu conjonctif et vaisseaux.*

1° *Tissu conjonctif.* — Le tissu conjonctif se présente sous trois aspects un peu différents qui peuvent se ramener facilement au même type. Dans les membranes natatoires, il est excessivement lâche, il est diffus et les fibrilles sont disposées sans ordre. Sous la peau, formant le derme, autour de la corde, où il forme la couche dite squelettogène, dans les raphés, il est dense et présente une ordonnance de ses éléments très régulière; enfin, en dehors de ces points spéciaux, il est beaucoup plus dense que dans les membranes, et présente un commencement d'ordonnance.

Examinons-le d'abord dans les membranes; là c'est le tissu muqueux type; il est analogue à celui du cordon ombilical désigné sous le nom de gélatine de Warton. Il est formé de cellules étoilées dont les prolongements donnent naissance à de très fins filaments qui s'anastomosent à ceux des cellules voisines (fig. 1, Pl. XIV); l'épaisseur de ces filaments, sur une queue absolument intacte, est si faible qu'elle n'est pour ainsi dire pas mesurable. Ces filaments délimitent entre eux de très larges mailles.

Les cellules sont d'assez grands éléments à protoplasma assez dense, mais peu abondant; elles sont elliptiques ou étoi-

1. Je ferai ici une petite remarque qui m'a paru digne d'intérêt, c'est que, si l'on se rapporte à l'origine des tissus qui entrent dans la composition de la queue, on remarquera que ce sont les tissus d'origine mésodermique qui présentent les phénomènes actifs; tandis que la peau et les organes nerveux, d'origine ectodermique, et la corde qui provient de l'endoderme, subissent les phénomènes passifs.

lées, suivant qu'elles ont deux ou plusieurs prolongements; leur noyau est gros, ovalaire ou circulaire et très chargé de chromatine.

On observe dans les mailles de ce tissu d'assez nombreux leucocytes; ceux-ci se reconnaissent facilement à leur protoplasma compact, de forme plus précise, sans rapport avec les fibrilles et à leur noyau le plus souvent lobé, très dense et très coloré par les réactifs; **Metchnikoff** a déjà montré depuis longtemps que ces cellules peuvent se fixer et devenir des éléments du tissu muqueux.

Dans les points où le tissu muqueux est plus dense, les prolongements cellulaires sont plus épais et plus serrés, les mailles plus petites; on entrevoit un vague plan général dans la disposition des fibrilles et des noyaux qui s'allongent et se disposent suivant le sens des fibrilles. Il se rejoint insensiblement aux raphés, au derme, au tissu squelettogène, et là il devient beaucoup plus dense, et on y voit apparaître des fibrilles épaisses fortement colorées en rose par l'éosine, et séparés des cellules. Celles-ci sont appliquées contre elles, mais ne leur donnent pas naissance. Leur noyau, très allongé, est maintenant parfaitement ordonné suivant la direction des fibres. Ces tissus denses sont très peu importants sur la queue intacte; ils ne sont guère formés que d'une seule rangée de cellules, mais ils prendront une très grande importance lors de la régression.

Examinons maintenant la queue d'un têtard dont les pattes antérieures se développent; c'est à peine si à ce moment on aperçoit une légère diminution des membranes; mais les changements que nous allons y voir dans la structure du tissu conjonctif sont des plus importants, en ce qu'il nous montre le début de sa condensation et le commencement des phénomènes actifs. Sur une coupe transversale, on est de suite frappé de l'importance qu'ont prise les fibrilles; elles sont maintenant plus épaisses, les mailles sont moins larges, et l'on voit plus de cellules. **Noetzel** a signalé cet épaississement des fibrilles et cette multiplication des cellules et il dit à ce propos que ce phénomène « est à expliquer par le raccourcissement de la queue, à la suite duquel les cellules et les filaments sont plus serrés

les uns contre les autres ». Il me semble que c'est là prendre l'effet pour la cause, et qu'il serait plus exact de dire que la queue diminue parce que les fibres se condensent, de même qu'un membre se plie parce que ses muscles se contractent.

Non seulement les fibrilles se sont raccourcies, mais encore on voit apparaître des fibres assez épaisses qui traversent la membrane dans sa largeur et vont s'insérer au derme de chaque côté; ces fibres se colorent bien par l'éosine.

Il y a tout lieu de penser que, en même temps que les fibres se raccourcissent, le liquide qui remplit les mailles est résorbé; cette résorption doit être un peu plus rapide que le raccourcissement des fibres, car celles-ci sont généralement plus ou moins ondulées. Peut-être bien cet aspect est-il dû à l'action des réactifs, car dans des tissus aussi délicats, la moindre différence dans la tension des liquides doit avoir une répercussion sur le plus ou moins de tension des fibrilles. En tout cas la condensation des fibrilles est bien le phénomène primitif, car dans les points où le tissu est plus fibreux, on le voit très nettement s'hypertrophier.

Prenons maintenant une queue qui n'a plus que des crêtes à la place des membranes; dans ces crêtes, nous constatons que le tissu muqueux primitif s'est condensé en un feutrage où il est assez difficile de s'y reconnaître (fig. 2, Pl. XIV). Ce ne sont plus des fibrilles fines, mais de véritables lanières, serrées, épaisses, présentant une structure assez nettement fibrillaire, mais parfois aussi plus ou moins homogène.

Cette régression active est le premier acte qui précède la disparition de la queue; elle est nécessaire pour agir sur les tissus voisins, et dans le cas présent agit sur la peau; mais, si par cette rétraction le tissu conjonctif occupe déjà beaucoup moins de place, il doit encore diminuer, car sa destruction est aussi nécessaire que celle des autres tissus puisque toute la queue disparaît. Toutefois, je crois que ce tissu ne disparaît pas totalement, mais qu'une partie rentre dans le corps de l'adulte, comme je l'expliquerai plus loin. En attendant, une notable partie de ses cellules dégénère suivant le processus de la chromatolyse. Je renvoie au chapitre de la peau pour l'étude

détaillée de ce phénomène, car, à ce chapitre, il fera l'objet d'une discussion spéciale; je me contenterai de dire maintenant que l'on voit le noyau de ces cellules se ramasser en une boule compacte très vivement colorée par les colorants basiques; le protoplasma se condense autour de cette boule, et le tout s'émiette.

Les cellules pigmentaires ont, dans le même espace, augmenté beaucoup de nombre; toutefois, je ne crois pas qu'elles soient de formation nouvelle, mais, très abondantes dans le derme des membranes, elles ont été réunies dans un même point et par leur masse noire frappent les yeux davantage. Elles s'égrènent beaucoup sur les bords, et l'on voit à côté d'elles des cellules migratrices qui sont remplies d'un fin piqueté de pigment. Les grosses cellules pigmentaires dégénéreraient donc en s'émiettant, les grains de pigment libres seraient repris par les leucocytes; il n'y aurait pas là dégénérescence pigmentaire, mais bien dégénérescence des cellules pigmentaires.

Les capillaires des membranes se sont tous réunis en ce point; aussi cette masse de tissu conjonctif est-elle très vasculaire. Bientôt quelques-uns s'ouvrent probablement, car on assiste à une diapédèse intense des globules rouges.

Nous venons de voir dans son ensemble toute l'évolution du tissu conjonctif localisé dans les membranes, alors que la queue n'a pas encore diminué de longueur; il est très intéressant de le comparer à ce moment avec le tissu conjonctif du corps de la queue qui n'a pas encore changé.

Examinons maintenant une queue qui diminue dans sa longueur; nous allons voir tout le tissu conjonctif conduire cette diminution par sa rétraction, et celle-ci est particulièrement marquée, là où ce tissu est ordonné. Le derme et surtout le tissu squelettogène deviennent épais et denses. Je renvoie leur étude à celle de la peau et de la corde, car leur action est telle sur ces organes, qu'on ne peut les en séparer. Le reste du tissu conjonctif, les raphés médians entre autres se rétractent de plus en plus; comme dans les membranes, les filaments deviennent courts et épais, et bientôt les cellules sont noyées dans un feutrage fibreux très dense, qui s'est considérablement développé autour d'elles.

Sur la queue réduite à l'état de moignon, on ne voit plus que du tissu fibreux; ce tissu enserre les débris de la corde et ses cellules, les circonvolutions de la moelle et des nerfs; il est épais, dense et ne présente plus d'ordonnance; mais le tissu conjonctif n'a pas contribué seul à le former et, ainsi que nous allons l'étudier plus loin, les muscles y ont contribué pour une large part.

En somme nous assistons au passage de l'état embryonnaire, tissu muqueux, à l'état adulte, tissu fibreux, avec cette différence toutefois que, au lieu de s'effectuer sur place, cette maturation s'accompagne d'une forte rétraction. C'est une brusque sénescence. Finalement tout le tissu conjonctif se trouve transformé en une masse de tissu fibreux plus ou moins dense suivant les animaux observés; très épais chez *Rana esculenta* et *Bufo vulgaris*, il est moins dense chez *Rana temporaria* où les dégénérescences cellulaires sont plus fréquentes.

Que devient ce tissu? J'ai recherché chez l'animal adulte, dans la région supra-anale, s'il en restait des traces sous la forme d'un nodule fibreux; je n'ai rien trouvé de précis, le tissu conjonctif est assez abondant et serré dans cette région; peut-être est-il d'origine caudale, mais je ne peux rien affirmer sur ce point. Cependant comme jusqu'au bout le tissu conjonctif de la queue reste très vital, il se peut qu'il se confonde avec le tissu conjonctif du corps et contribue à renforcer cette couche particulièrement dense.

2° *Vaisseaux.* — Le système vasculaire de la queue est composé d'une artère et de deux veines. L'artère, que nous appellerons comme **Bataillon** l'aorte caudale, s'étend en ligne droite juste au-dessous de la corde dorsale, symétriquement placée par rapport à la moelle épinière; elle est formée d'un endothélium et d'une couche de fibres-cellules à très longs noyaux. Les noyaux de ces deux couches sont placés perpendiculairement les uns aux autres; ceux de l'endothélium, aussi allongés que ceux de la couche externe, sont parallèles à l'axe du vaisseau; ceux de la couche externe, placés en croix avec les premiers.

Cette artère est contenue, comme la moelle, dans un dédoublement du tissu conjonctif péricordique. Tout autour d'elle,

mais à une certaine distance de ses cellules, l'aorte est entourée de cellules pigmentaires excessivement ramifiées.

Les deux veines, comme je l'ai dit plus haut, sont placées à la base des membranes, au-dessus du point où les cloisons se divisent et se portent à droite et à gauche. Leur lumière est plus large que celle de l'aorte, leur paroi est beaucoup moins épaisse et n'est composée que d'une mince couche endothéliale, enveloppée étroitement par une couche continue de cellules pigmentaires ramifiées, de sorte qu'elles ne sont guère dessinées que par un cercle noir.

On observe une grande quantité de capillaires formés d'une seule couche endothéliale sans cellules pigmentaires.

L'évolution de l'aorte caudale aboutit à transformer cette artère en un cordon fibreux. Le processus est le même que celui du tissu conjonctif, c'est bien un processus actif. L'artère par épaississement de ses couches commence par s'oblitérer à l'extrémité. Les cellules de l'endothélium font saillie dans l'intérieur mais ne présentent nulle trace de dégénérescence. Les fibres-cellules se resserrent, et là, comme partout, le tissu conjonctif voisin forme autour un anneau fibreux. La lumière reste longtemps visible, mais elle est encombrée de cellules endothéliales et la circulation ne s'y fait plus. Ce cordon est bientôt trop long pour la queue, il subit alors des plissements; c'est ainsi que, sur la coupe représentée dans la figure 3 de la Planche XIV, on le voit coupé transversalement en deux points quoique la coupe soit parallèle à l'axe de la queue. Là, comme dans le reste du tissu conjonctif, il y a quelques cellules en chromatolyse, mais elles sont plutôt rares. Les masses de pigment sont très nombreuses.

On ne peut comparer le plissement de l'aorte au plissement de la corde dorsale; dans l'aorte, ce sont les parois elles-mêmes qui se resserrent et bientôt la lumière est contournée et effacée. Dans la corde au contraire, comme nous l'étudierons plus loin, c'est le tissu qui est écrasé et qui dégénère sous la pression du tissu squelettogène hypertrophié. Pour l'aorte, c'est une transformation active; pour la corde, c'est un écrasement secondaire.

Les veines subissent à l'extrémité les mêmes changements que l'artère et s'oblitèrent; mais généralement, l'une d'elles, au lieu de continuer à s'oblitérer, reçoit bientôt tout le sang de la queue et se dilate considérablement. Il semble que la circulation soit aussi bien arrêtée dans l'artère que dans les veines, le sang s'accumule donc dans les capillaires et transforme la veine en un large lac sanguin. Sa constitution ne subit aucun changement; elle est toujours formée de l'endothélium et de la couche pigmentaire.

Les capillaires se conduisent de la même façon que les veines; il y en a qui s'oblitèrent par resserrement du tissu conjonctif, d'autres reçoivent le sang et se dilatent. Sur une coupe de la queue très réduite on en voit une grande quantité qui sont dilatés et gorgés de sang. Beaucoup doivent se rompre, car à la fin la diapédèse des globules rouges est considérable; on voit partout des hématies dans le tissu conjonctif. Ces hématies, comme les autres tissus, doivent disparaître et, comme elles ne peuvent rentrer dans la circulation générale, elles dégénèrent; elles sont crénelées, leur noyau est gonflé, pâle, beaucoup n'en ont plus. Pas plus que **Loos** et **Noetzel**, je n'ai pu voir les amas de leucocytes que décrit **Bataillon**.

2° *Muscles*.

La question de la résorption des fibres musculaires est certainement celle qui a été le plus étudiée; les phénomènes sont ici particulièrement remarquables et se retrouvent toujours chaque fois que des fibres musculaires disparaissent, comme dans la métamorphose des Insectes et dans certains états pathologiques. Cependant, bien que simple en apparence, cette question se complique dès qu'on essaye d'expliquer l'évolution des cellules et leur provenance. Autant d'auteurs, autant d'explications différentes. Le fait simple et facile à observer, est seulement ceci : on voit à la place des fibres musculaires dégénérées des masses arrondies que l'on appelle des sarcolytes : à côté de ces masses, se voient des cellules en assez grande quantité.

Dans ses premiers travaux parus en 1883, **Metchnikoff** avait

dit que ces cellules étaient des leucocytes et englobaient les sarcolytes; **Metchnikoff** admit donc que l'histolyse se faisait au contact des leucocytes qui sortent des vaisseaux par diapédèse; je n'ai pas lu ce premier travail de **Metchnikoff**, et je le cite d'après **Bataillon**; mais si nous nous reportons à un travail plus récent de cet auteur, publié en 1892, nous voyons qu'il fait provenir les cellules qui englobent les sarcolytes des cellules mêmes des muscles : « Les changements des muscles dans la métamorphose débutent par une croissance notable du sarcoplasma et des noyaux. » D'après **Metchnikoff**, les noyaux augmentent partout; le sarcoplasma prend un grand développement, pousse des prolongement dans les interstices; le muscle se divise en bandes parallèles, ces bandes donnent naissance aux sarcolytes et sont bientôt englobées. « Le faisceau musculaire entier se transforme en une masse de phagocytes renfermant dans leur intérieur la substance striée du muscle. »

Barfurth, qui vint après les premiers travaux de **Metchnikoff**, ne se prononça pas nettement sur l'action des phagocytes considérés à cette époque comme des leucocytes.

Loos n'admit pas la participation des phagocytes. Pour cet auteur les sarcolytes se dissolvent dans les liquides du corps. Il s'est basé pour cette conclusion sur la numération des sarcolytes libres; mais ses observations ont porté sur des dissociations et forcément, par ce moyen, il a dû mettre en liberté un très grand nombre de sarcolytes, ce qui lui a donné une proportion d'environ 90 à 96 p. 100 de sarcolytes libres, alors que **Bataillon**, par la méthode des coupes, en trouve 95 p. 100 d'englobés dans des cellules.

Bataillon admet, contrairement à **Metchnikoff**, que la formation des sarcolytes est un phénomène primitif; on observe d'abord une rétraction, puis la formation des sarcolytes, puis leur englobement par les *leucocytes*; et il retrouve, comme **Metchnikoff**, ces sarcolytes englobés dans la circulation générale.

Noetzel se range complètement à l'avis de **Metchnikoff**; il admet que les noyaux se multiplient et que, par suite de cette

prolifération, le sarcoplasma enferme des fragments de la substance contractile, les sarcolytes[1].

Anglas, tout en admettant que les noyaux musculaires prolifèrent, pense que des leucocytes s'y ajoutent, mais que sarcolytes et noyaux dégénèrent indépendamment.

Nous voyons donc par ce rapide aperçu que les divergences des auteurs portent sur plusieurs points fort importants. Pour **Barfurth, Loos, Bataillon** la transformation des fibres en sar-

1. Il est intéressant de comparer la dégénérescence des fibres musculaires des têtards à celle qui s'effectue pendant la métamorphose des Insectes. Ces phénomènes ont beaucoup d'analogie avec ce que nous observerons dans le cas du têtard ; je vais donc en donner un rapide aperçu d'après le Professeur **Henneguy**.

C'est **Kowalevsky** qui, le premier en 1885, après les recherches de **Metchnikoff** sur la régression des muscles des têtards, rechercha comment se faisait la régression chez les Insectes : il admit, ainsi que **Van Rees**, la phagocytose des sarcolytes par les leucocytes. **Korotneff** pensa que, chez certains Insectes, les leucocytes ne prenaient aucune part à la résorption, mais que chez d'autres les Muscides, où la métamorphose est rapide, les phagocytes entrent en jeu. D'après **de Bruyne**, il y a une première action destructive dans le muscle lui-même, qui se divise et devient alors la proie des leucocytes ; de plus, les noyaux des fibres donneraient aussi naissance à des phagocytes. **Noetzel** se range à l'avis de **de Bruyne**.

La question est plus compliquée chez les Insectes que chez les têtards, car il y a des muscles qui se reforment. **Karawaiew**, tout en admettant l'opinion de **Korotneff**, montre la présence de deux espèces de noyaux, de gros noyaux larvaires qui disparaîtront et des petits qui constituent les myoblastes imaginaux donnant naissance aux muscles chez l'adulte.

D'après **Anglas**, il y aurait trois sortes de muscles : ceux qui disparaissent complètement, ceux-là sont envahis par les leucocytes qui les digèrent en sécrétant autour d'eux des diastases, c'est la *lyocytose*; ceux qui disparaissent pour être remplacés par d'autres, ceux-ci entrent d'eux-mêmes en régression, l'action des leucocytes y est plus réduite, mais il y a encore lyocytose; les troisièmes persistent, et sont simplements remaniés. Plus récemment **Anglas** a diminué le rôle des leucocytes pour donner plus d'importance aux *caryolytes*, c'est-à-dire à des éléments provenant des noyaux larvaires.

Berlese constate la séparation de la fibre de son sarcolemme. Il admet la pénétration des leucocytes et l'englobement par ceux-ci des sarcolytes; mais aussi l'englobement par les noyaux musculaires. Il appelle les premiers *sarcolytocytes* et les second *caryolytes*. Les leucocytes ne seraient pas phagocytes, mais ne feraient que transporter les sarcolytes près des organes en formation qui les utiliseraient. Les caryolytes persisteraient, et joueraient un rôle important dans la reconstitution des muscles. **Enriquez** se range à cet avis. **Henneguy** a constaté que la pénétration des leucocytes n'a lieu que lorsque les fibres musculaires sont déjà morcelées.

Berlese conclut de ses observations que seule la fibre musculaire disparaît, le noyau persiste et se multiplie.

Kellogg et **Vaney** admettent que l'histolyse débute par la dégénérescence de la substance contractile et des noyaux, mais la phagocytose est nulle ou très marquée suivant l'espèce examinée.

Enfin **Ch. Perez** montre que dans les muscles remaniés, des amas de petits noyaux se placent à la périphérie; les gros noyaux sont absorbés par les globules sanguins, le myoplasma est réemployé et sa destruction phagocytaire n'est que partielle.

colytes serait un phénomène primitif. Pour **Metchnikoff** et **Noetzel**, elle serait secondaire et produite par la pénétration du sarcoplasma.

La phagocytose est nulle pour **Loos**; elle est produite par les leucocytes pour **Bataillon**, et, pour cet auteur, les noyaux des fibres disparaîtraient par chromatolyse; la phagocytose est très active pour **Metchnikoff** et **Noetzel** et les phagocytes ne seraient autres que les cellules musculaires.

Je vais exposer en détail les observations que j'ai faites sur les trois espèces d'Anoures que j'ai examinées; je dirai tout de suite que, de mes observations, j'ai cru pouvoir conclure : 1° que les sarcolytes se forment par un processus primitif; 2° que la phagocytose est très active et que ce sont les cellules des fibres musculaires, multipliées par amitose, qui remplissent ce rôle; 3° qu'une fois les fibres disparues, les phagocytes évoluent, pour la plupart, de façon à former un tissu analogue à du tissu fibreux; ce tissu se confond avec le tissu conjonctif voisin et contribue pour la plus large part à la traction exercée sur les autres tissus; quelques phagocytes disparaissent par chromatolyse; d'autres se divisent par karyokinèse.

Pour bien se rendre compte de la suite des phénomènes qui accompagnent la disparition des muscles, il est nécessaire d'examiner des coupes longitudinales de queues de plus en plus rétractées; les coupes transversales, tout en donnant de bons renseignements, ne présentent pas l'ensemble des fibres et ne renseignent que sur quelques points.

Sur la queue dont l'évolution régressive n'est pas commencée ces fibres sont placées, ainsi que je l'ai dit plus haut, parallèlement à l'axe de façon à dessiner par leur ensemble des parallélogrammes placés bout à bout. Elles s'insèrent sur des raphés obliques et parallèles. Leur longueur est d'environ 1 millimètre et demi, leur largeur de 30 à 40 μ. Elles sont très serrées les unes contre les autres, c'est à peine si, de place en place, elles laissent passer un capillaire ou un nerf. Chaque fibre présente un sarcolemme et des noyaux; ces noyaux plus ou moins nombreux sont placés le plus souvent à la surface, mais on en voit aussi dans la profondeur de la fibre; suivant l'espèce que l'on

examine, on note autour d'eux une plus ou moins grande quantité de protoplasma; c'est ainsi que chez *Bufo vulgaris*, on en voit beaucoup plus que chez *Rana temporaria* et que chez *Rana esculenta*; il est surtout abondant, ou plutôt il se voit mieux, autour des noyaux placés à la périphérie; là, surtout chez *Bufo*, il forme une petite éminence granuleuse, entre le sarcolemme et la fibre. Les noyaux sont grands, très allongés et aplatis; ils contiennent de nombreux grains très fins de chromatine.

Le premier changement que l'on observe, ainsi que l'a noté **Bataillon**, consiste en un léger raccourcissement de la fibre qui se libère ainsi de ses insertions, souvent d'un seul côté seulement, et qui s'écarte légèrement de son sarcolemme. Pendant ce temps, phénomène capital, bien vu par **Metchnikoff** et par **Noetzel**, on voit le nombre des noyaux augmenter considérablement; ils sont alors rangés en files, placés bout à bout; le plus souvent ces files sont de trois ou quatre noyaux, mais il n'est pas très rare de trouver des files de 7 à 8 se touchant par leurs extrémités (fig. 5, Pl. XIV); ceux d'un bout sont allongés, tandis que ceux de l'autre bout commencent à s'arrondir. Pas plus que **Noetzel**, je n'en ai vu à ce moment en karyokinèse, mais il n'est pas rare de rencontrer des noyaux étranglés en biscuit; la division est donc directe et doit s'effectuer fort activement; dès qu'un noyau est divisé, peut-être même avant que les deux moitiés soient séparées, l'une d'elles doit se diviser de nouveau et ainsi de suite, toujours dans la même direction; les noyaux qui se sont divisés les premiers se séparent de la file, et commencent à prendre l'aspect qu'ils auront lorsqu'ils seront noyaux de phagocytes. Ainsi peuvent s'expliquer, à mon avis, ces formations de files de noyaux.

J'ai observé parfois des dégénérescences nucléaires, signalées par **Bataillon** et **Anglas** tout au début de la régression des fibres. Ces noyaux s'appauvrissent en chromatine et se contournent plus ou moins; il en résulte que, lorsqu'ils se présentent moitié de face, moitié de profil, ils semblent donner naissance à un *boyau chromatique* (voir Peau) ainsi que le décrit **Bataillon**.

Nous allons maintenant assister à la formation des sarcolytes. La fibre commence par se diviser parallèlement à sa

longueur en une série de petites lanières ondulées (fig. 4, Pl. XIV); ces lanières se coupent de place en place de façon à former de petits blocs prismatiques. Généralement la fibre est ainsi divisée sur toute sa longueur, mais parfois, lorsqu'elle ne se désinsère que par une extrémité, elle se transforme seulement en petits blocs à partir de cette extrémité, l'autre bout restant intact. Je ne peux admettre pour la formation de ces petits blocs l'explication de **Metchnikoff** et de **Noetzel**, car je n'ai pu voir le sarcoplasma pousser des prolongements dans le muscle pour le dissocier ; d'accord avec **Loos** et **Bataillon**, je pense qu'il s'agit là plutôt d'un phénomène primitif, et que c'est à un stade plus avancé, lorsque les sarcolytes commencent à diminuer, qu'ils sont alors entourés par des prolongements du sarcoplasma. A ce moment, la striation dans les deux sens est très marquée et, même dans ces blocs prismatiques, les fibrilles longitudinales sont souvent légèrement dissociées; mais bientôt par suite de changements intimes dans la constitution, il se fait une agglutination de ces fibrilles; leurs bouts disparaissent, le bloc se raccourcit légèrement, s'arrondit, la striation longitudinale disparaît, et la striation transversale prend une netteté très particulière (fig. 6 et 7, Pl. XIV); le sarcolyte est ainsi constitué. Ce qui montre bien qu'il y a eu une transformation dans la constitution chimique, c'est ce fait observé par **Bataillon**, que, fixés par l'acide osmique, les sarcolytes prennent une teinte plus foncée que les fibres musculaires intactes.

C'est lorsque les sarcolytes sont bien formés que l'on peut voir alors les fins prolongements protoplasmiques des phagocytes qui les isolent les uns des autres.

Ces phagocytes ne sont autre chose que les cellules musculaires multipliées; je n'ai jamais pu constater l'arrivée des leucocytes, tandis qu'il me semble de toute évidence, ainsi que l'ont dit **Metchnikoff** et **Noetzel**, que ce sont bien les cellules musculaires qui englobent les sarcolytes. Le seul point de détail qui me sépare de ces auteurs, c'est qu'ils font jouer à ces cellules un rôle directeur dans la formation des sarcolytes, alors qu'à mon avis, elles n'entrent en action que lorsque les sarcolytes sont déjà formés.

Il y a parfois de légères différences suivant l'espèce que l'on examine. C'est ainsi que, chez *Rana temporaria*, la fibre dissociée fournit des blocs longs et minces, trop longs pour être englobés dans une cellule; on voit alors ces blocs se plier en deux et former une sorte de croissant serré.

Une question se place ici, qui doit être étudiée d'un peu près : chaque sarcolyte est-il entouré par une cellule? Je laisse de côté les observations de Loos, car, ainsi que je l'ai dit plus haut, son procédé de dissociation ne pouvait donner que des erreurs; nous ne nous occuperons donc que des coupes; or, il est visible que, à chaque noyau, ne correspond pas forcément un sarcolyte, et, si l'on prend le noyau comme l'expression de toute la cellule, on devrait dire qu'il y a des sarcolytes libres qui doivent donc se dissoudre sans le secours des phagocytes; mais cette manière de voir est fausse, tous les sarcolytes sans exception sont entourés par des prolongements fins de protoplasma qui forment autour d'eux un réseau, où il est difficile de discerner ce qui appartient à tel ou tel noyau. Les noyaux sont moins nombreux que les sarcolytes, mais ce n'est pas uniquement au contact du noyau que ces corps se dissolvent; c'est probablement au contact de liquide sécrété par ce protoplasma que s'effectue cette dissolution, par une sorte de digestion, la *lyocytose* d'Anglas; et que, par conséquent, c'est bien par l'action des phagocytes, plus ou moins au voisinage du noyau, que les sarcolytes sont dissous; et cette situation dans une vésicule explique pourquoi dans une dissociation les sarcolytes sont expulsés des cellules qui les contiennent; ils sont placés dans un large espace libre, et le moindre coup d'aiguille doit forcément les en énucléer.

Une fois englobés par les cellules, ces blocs qui présentent une striation transversale particulièrement nette, diminuent peu à peu de volume et leur striation s'atténue (fig. 9, Pl. XIV), jusqu'à s'effacer complètement; cependant, par l'hématoxyline au fer, on peut la retrouver alors que les sarcolytes sont déjà très réduits, et que les autres colorants ne la marquent plus; et, comme cette striation reste absolument semblable à elle-même et peut ainsi servir d'échelle, on peut en conclure logi-

giquement que le bloc se dissout pendant longtemps, par sa surface, et ne subit aucun changement interne. Cependant, avant de disparaître complètement, les substances isotropes et anisotropes finissent par diffuser l'une dans l'autre, car, en dernier lieu, par l'hématoxyline au fer, on ne voit plus qu'un très petit bloc entièrement coloré en noir intense.

Si nous examinons une queue réduite à l'état de moignon, nous voyons qu'il reste encore, principalement à la base, quelques fibres intactes; ces fibres sont noyées dans un tissu fibreux dense et serré qui occupe la place des fibres disparues. Ce tissu est formé de très nombreuses cellules à gros noyau, entourées d'une couche de protoplasma plus ou moins dense, et séparées les unes des autres par des fibres ramifiées qui s'anastomosent de façon à former un réseau serré. Ce tissu est moins fibreux que le tissu conjonctif voisin; il s'en distingue par une abondance plus grande de protoplasma, et, lorsqu'il n'est pas encore complètement organisé, on y trouve une très grande quantité de sarcolytes.

En comparant les deux stades extrêmes, dont on peut suivre d'ailleurs tous les intermédiaires sur une même queue, il est facile de voir que ce nouveau tissu fibreux remplace, sous un très petit volume, la fibre musculaire disparue. A mesure que les sarcolytes diminuent de volume, le protoplasma des cellules qui les englobent augmente (fig. 8, Pl. XIV), devient de plus en plus fibreux à la périphérie, et toute la fibre se transforme en un trousseau de tissu rétractile comparable à du tissu cicatriciel.

Quelques cellules, cependant, présentent les phénomènes de la chromatolyse (je renvoie le lecteur au chapitre de la peau pour l'étude détaillée de ce phénomène), leur noyau se transforme en une masse de chromatine et s'égrène; il y en a d'autres, rares, il est vrai, qui se multiplient par karyokinèse.

Quelques auteurs, **Metchnikoff**, **Bataillon**, ont vu des sarcolytes emmenés dans la circulation générale. Quant à moi, je n'en ai jamais vu, et je crois plutôt pour les raisons que je viens d'exposer qu'ils disparaissent sur place. Peut-être s'en échappe-t-il, peut-être aussi ces auteurs ont-ils pu prendre les

cellules dégénérées de la corde pour des sarcolytes, auxquels elles arrivent à ressembler beaucoup, et qui sont ingérées par les cellules migratrices.

La disparition des muscles, d'après ce que je viens de dire, n'a donc pas l'aspect d'une atrophie simple, mais bien plutôt d'une évolution par laquelle ce tissu musculaire devient fibreux. Ses cellules ne sont donc pas frappées de mort comme pour les tissus que nous allons étudier, mais sont au contraire très vivantes. Ainsi que pour le tissu conjonctif, cette transformation est un phénomène actif.

Phénomènes passifs.

1° *Peau.*

La rétraction de la peau est déterminée, comme je l'ai dit plus haut, par la traction interne que lui fait subir d'abord la condensation du tissu conjonctif seul (dans les membranes), ensuite l'action combinée de la condensation du tissu conjonctif et des muscles.

Avant de commencer cette étude, je noterai tout de suite une différence capitale entre la régression de la peau et celle de la corde et des organes nerveux, c'est que si ces derniers, destinés à disparaître complètement, perdent à peu près d'un seul coup leur dignité physiologique et ne sont plus bientôt que des déchets dont l'animal doit se débarrasser, la peau au contraire est un tissu qui doit persister en partie jusqu'à la disparition complète : son rôle de recouvrement et de protection continue jusqu'à la fin, son étendue diminue seule, aussi n'est-elle pas frappée brutalement comme les autres organes, mais sa disparition est progressive; c'est cellule par cellule qu'elle régresse, luttant contre cette régression par la multiplication de ses éléments, mais cette lutte est inégale, car sous l'influence de la traction interne, la basale se plisse, provoquant l'épaississement des couches épithéliales, et, par suite, de tels changements dans la nutrition, que les processus de dégénérescence se montrent bientôt et s'accentuent rapidement.

Suivant la méthode que j'ai adoptée, j'étudierai la peau

d'abord chez le têtard dont l'évolution régressive n'est pas encore commencée, ensuite à des degrés de plus en plus avancés de cette régression. Plus que partout ailleurs pour ce tissu, les différences individuelles sont accentuées ; l'évolution régressive de la peau ne s'effectue pas de la même façon suivant les animaux examinés ; mais cependant le type général est bien toujours le même, et après l'avoir étudié, je reviendrai sur les différences.

Peau dans la queue intacte. — La peau de têtard se compose d'un épiderme épithélial soutenu par un derme conjonctif et séparé de lui par une basale. Sur une queue absolument intacte, le derme est très peu important et se compose de quelques cellules conjonctives à noyau allongé, riche en grains de chromatine; le protoplasma très peu considérable est un peu fibrillaire; ces cellules donnent naissance, surtout par leurs extrémités, à des fibrilles qui s'anastomosent les unes aux autres et forment ainsi un feutrage nettement orienté et un peu plus dense que le tissu conjonctif voisin. C'est dans ce derme que viennent aboutir les vaisseaux qui jamais ne dépassent la basale.

La basale est mince, environ 6 à 7 μ, elle est claire, mais, comme la gaine de la corde, elle semble finement striée sur une coupe transversale.

L'épiderme se compose de deux parties qui présentent de grandes différences. La première partie est formée de une ou deux rangées de grands éléments cubiques, la deuxième de cellules aplaties (fig. 10, Pl. XIV).

Les grandes cellules du premier rang doivent nous retenir quelque temps, car on trouve dans leur protoplasma une production étrange décrite par **Eberth** et étudiée en détail sous le nom de boyaux chromatiques par **Bataillon**, qui leur donne une importance capitale dans la dégénérescence cellulaire.

Pour bien se rendre compte des détails que je vais exposer il est nécessaire de se servir de préparations colorées à l'hématoxyline au fer en poussant assez loin la décoloration; sur ces coupes les détails sont des plus nets, et elles pourront servir à contrôler celles colorées à la safranine et à l'hématéine et l'éo-

sine, car sur ces dernières la coloration étant beaucoup moins tranchée, il faut quelque attention pour retrouver ces détails.

Ces cellules sont de grands éléments de 10 à 12 μ, contenant un assez gros noyau de 7 à 8 μ. Coloré par l'hématéine, ce noyau présente une coloration un peu diffuse avec un fin piqueté violet et un gros grain, le nucléole [1], très vivement coloré en violet. Dans les préparations colorées par l'hématoxyline au fer, ou par la safranine après fixation au liquide de Flemming, si la décoloration est suffisamment poussée, on ne voit plus que ce gros grain de chromatine et la membrane nucléaire, tous deux fortement colorés; le reste du noyau est clair ou très légèrement coloré par les colorants du protoplasma. Cet aspect du noyau tranche vivement avec celui des noyaux de la couche supérieure qui restent colorés d'une façon intense et diffuse.

J'ai dit plus haut que c'est dans ces cellules que l'on observe les formations d'**Eberth**, que **Bataillon** appelle les boyaux chromatiques. Ces formations se rencontrent dans toutes les cellules de la peau juxtaposées à la basale, et aussi dans quelques cellules de la rangée supérieure. Je les ai le mieux observées sur des têtards qui ne présentaient comme régression de la queue qu'un léger épaississement du bord des membranes, c'est à ce point que se rapporte la figure 13 de la Planche XIV. Mais je m'empresse de dire qu'on les observe aussi bien sur des queues qui ne présentent aucune trace de régression, le têtard n'ayant pas encore de pattes postérieures; et, non seulement on les voit dans l'épiderme de ces queues, mais encore on en voit autant sur la peau du corps; il y en a partout, et ceci est assez important, car, si avec **Bataillon** nous admettions que ces boyaux sont

1. Je ferai ici une petite remarque, qui je crois, a son importance; tous les auteurs qui se sont occupés de cette question parlent de ce gros grain de chromatine en l'appelant le nucléole; or, si nous nous reportons aux traités classiques de la cellule, celui de **Henneguy** ou de **Hertwig**, nous voyons que ce terme de nucléole doit être réservé aux nucléoles vrais formés de paranucléine, et présentant une réaction colorée différente des faux nucléoles ou nœuds de réseau formés par la chromatine. Dans le cas qui nous occupe, il s'agit d'un faux nucléole, car ce gros grain présente les réactions de la chromatine; il n'y a pas à proprement parler de nucléole dans ces cellules, mais la présence d'un faux nucléole est constante. Même remarque pour les cellules ganglionnaires qui présentent toujours un gros grain de chromatine. Cette réserve faite, je continuerai, pour ne pas faire de confusion, à appeler ce grain le nucléole.

une marque de dégénérescence, il faudrait aussi admettre que la peau dégénère partout.

La description qu'en donne Bataillon se rapporte très exactement à ce que j'ai vu, mais je ne peux m'accorder avec lui pour ce qui est des rapports qu'il décrit avec le noyau. Ces productions se présentent sous la forme d'une ligne mollement flexueuse, généralement orientée perpendiculairement à la basale, contournant le noyau et présentant parfois de légers renflements à ses extrémités ; ces corps se colorent en noir d'une façon intense par l'hématoxyline au fer ; dans les préparations colorées par la safranine, la teinte est rouge brun, d'un rouge moins franc que la chromatine ; ils ne prennent absolument pas l'hématéine, mais dans les préparations colorées ensuite à l'éosine et à l'orange, après fixation par le liquide de Zenker ou de Bouin, ils apparaissent fortement orangés, au milieu du protoplasma clair et transparent.

D'après Bataillon, ces corps doivent être assimilés à des corps particuliers découverts et décrits par Eberth en 1866 dans la couche inférieure de l'épithélium de la peau des larves de Grenouille longues de 3 centimètres et demi. Déjà, à ce moment, Eberth avait repoussé l'idée qu'il s'agissait là d'un processus de dégénérescence parce que « la couche externe en est dépourvue ».

Pour ce qui est de leur origine, Bataillon affirme que ces corps sortent des noyaux et qu'ils représentent un processus de dégénérescence ; il les rapproche d'une autre formation qu'il appelle les *balles chromatiques*, et leur donne la même origine nucléaire. J'étudierai plus loin ces *balles* qui n'ont à mon avis aucun rapport avec les boyaux et qui sont simplement les résultats de la chromatolyse que j'ai déjà signalée à propos du tissu conjonctif et des muscles ; comme elles sont particulièrement abondantes dans la peau, je les y étudierai en temps et lieu, mais je m'empresse de dire de suite que la chromatolyse est le procédé de dégénérescence général et qu'on l'observe partout. Bataillon retrouve dans tous les tissus les boyaux chromatiques, moins nets que dans la peau, mais, pour cet auteur, il s'agit aussi d'un processus de dégénérescence générale.

J'étudierai donc d'une part l'origine et les rapports de ces corps avec le noyau, puis leur destinée ultérieure.

1° *Origine et rapports avec le noyau.* — Voilà comment **Bataillon** décrit ces rapports : « Dans les cas où ses rapports sont bien nets, on le voit partir d'un *gros nucléole* contenu dans le noyau, et lorsqu'il paraît complètement libre le nucléole ou un renflement de même apparence se présente souvent à son extrémité ou sur son trajet. » Donc pour **Bataillon** ce boyau sort directement du noyau, et il était par conséquent très logique de l'appeler *boyau chromatique*. Je donnerai maintenant l'opinion du professeur **Henneguy** qui, frappé par ce fait étrange d'un filament de chromatine sortant du noyau, l'a spécialement étudié : « J'ai cherché à vérifier les observations de **Bataillon** et j'ai examiné des queues de têtards de *Rana temporaria* en voie de régression. J'ai retrouvé dans les cellules épithéliales les figures décrites par cet auteur, mais je ne puis admettre son interprétation. Les boyaux chromatiques qui, selon lui, sortiraient des noyaux ne sont que des filaments accolés à la membrane de la cellule. Le protoplasma de la cellule subit une sorte de dégénérescence hyaline; il se condense sous forme de filaments, fortement colorables par la safranine, qui sont disposés le plus souvent parallèlement au grand axe de la cellule, mais qui peuvent se contourner sur eux-mêmes. Quelquefois, ils sont accolés au noyau et paraissent se continuer avec lui, mais c'est là une simple illusion d'optique. Quant aux boules chromatiques, elles proviennent bien du noyau et résultent de la chromatolyse de cet élément. Dans les préparations colorées par la safranine, les noyaux et les boules se colorent comme les noyaux en rouge foncé; mais si l'on colore par la fuchsine acide et le bleu de méthylène, la chromatine du noyau et des boules prend une teinte bleue, tandis que le boyau comme le protoplasma se colore en rouge[1]. »

Je n'ai presque rien à ajouter à ce que dit le professeur **Henneguy**; je suis entièrement d'accord avec lui pour ce qui est des boyaux, aussi bien que pour ce qui est des boules chroma-

1. L.-F. Henneguy, Leçons sur la cellule, p. 478.

tiques. J'indiquerai seulement un procédé par lequel on voit parfaitement bien ces détails : si l'on fait des coupes parallèlement au plan vertical de la queue, à la surface, on rencontre la peau sous un angle tellement aigu que le nombre des rangées cellulaires se trouve considérablement augmenté et que l'on voit, pour ainsi dire, les cellules à plat ; on voit alors nettement le boyau qui entoure le noyau ; il est plus ou moins serré contre lui, mais n'a visiblement avec lui que des rapports de contiguïté. Parfois cependant il arrive que l'on voit un boyau traverser un noyau, ou même commencer dans son intérieur, mais toujours, dans ce cas, si l'on fait varier la vis micrométrique, on peut s'assurer que le boyau passe au-dessus ou au-dessous du noyau sans pénétrer dans son intérieur.

Le boyau, ainsi que je l'ai dit plus haut, prend l'hématoxyline au fer comme le noyau (fig. 12, Pl. XIV); il se colore en rouge par la safranine, mais la coloration est plus brune, moins rouge vif que celle de la chromatine ; il est, en plus foncé, plus dans la nuance du protoplasma des cellules voisines, et se détache assez nettement, car, ainsi que je l'ai dit plus haut, dans les cellules à boyau le protoplasma est incolore ; ces préparations font déjà penser que ce boyau n'est qu'une sorte de protoplasma condensé et cela est encore plus évident après la coloration par l'hématéine, l'éosine et l'orange ; par cette coloration, en effet, les boyaux se colorent un peu plus fortement en jaune orangé que le protoplasma voisin, il n'y a aucune apparence de coloration nucléaire, et sur des coupes ainsi colorées, l'indépendance entre le boyau et le noyau s'affirme nettement.

Le seul argument que l'on pourrait invoquer, à mon avis, d'une façon valable pour expliquer la formation des boyaux par la chromatine, c'est l'aspect si pauvre en chromatine de ces noyaux ; ils ne contiennent en effet qu'un ou deux grains bien formés de cette substance, alors les cellules de la couche superficielle, qui ne contiennent pas de boyaux, ont un noyau très riche en chromatine. Peut-être pourrait-on dire, à cause de cette coloration chromatique pâle et amorphe que l'on observe après la coloration par l'hématéine, que la chromatine diffuse

dans le protoplasma et que c'est par une combinaison avec le protoplasma que se forment ces boyaux, car, comme je l'ai déjà dit, ces cellules ne semblent pas contenir de protoplasma solide en dehors du boyau. Cependant, à part la réaction par l'hématoxyline au fer et un peu par la safranine, ces boyaux présentent plutôt les réactions du protoplasma, et nous savons que nombre de différenciations protoplasmiques bien étudiées manifestent ces réactions.

L'opinion de **Noetzel** est la suivante : « Sans entrer dans des explications sur les différentes explications qui ont été essayées pour ces formations, je voudrais seulement opposer à l'assertion de **Bataillon** qui les regarde comme des fils de chromatine, que dans l'épithélium intact elles ne prennent la safranine que par places, que à part cela je les ai toujours vues non colorées, et *je n'ai non plus jamais pu admettre leur relation avec le réseau chromatique du noyau.* »

Enfin je citerai encore **Mercier** qui s'exprime ainsi : « Jamais à ce stade nous n'avons constaté le boyau chromatique ou exoplasme en rapport avec le nucléole du noyau. Au contraire il occupe une position bien déterminée et régulière à la périphérie du corps cellulaire. »

2° *Destinée ultérieure.* — Nous avons déjà vu que **Bataillon** pense que ces corps sont les premiers signes de la dégénérescence des cellules épidermiques ; le boyau donnerait naissance à du pigment qui s'égrènerait ensuite, ce qui lui permet de dire : « Nous n'avons pu observer dans ces phénomènes de dégénérescence aucun exemple de production pigmentaire sans participation de la chromatine. » Or, j'ai montré plus haut que ces corps se trouvent dans toutes les cellules du premier rang de la peau, et dans plusieurs cellules de la deuxième rangée, alors que l'on ne peut observer aucune trace de régression de la queue. Il est étrange de penser que des cellules qui doivent avoir une vie encore assez longue, et qui ne disparaîtront que progressivement les unes après les autres, possèdent déjà et toutes ensemble des signes de dégénérescence. De plus, je reprendrai volontiers l'argument d'**Eberth** : les cellules extérieures n'en présentent pas, or ce sont celles-ci

qui subiront d'abord la dégénérescence et on ne comprendrait guère, si ces boyaux en étaient les premiers symptômes, qu'elles n'en présentent pas (toutefois, je dois dire que les cellules extérieures ne subissent pas la même dégénérescence que celles du premier rang; celles-là subissent une dégénérescence cornée, celles-ci une dégénérescence chromatolytique).

Pour ce qui est de leurs rapports avec le pigment, cette question est assez délicate. Le pigment, qui est extrêmement abondant chez certaines espèces, est d'une part une production parfaitement physiologique, dont le rôle est assez difficile à interpréter, comme par exemple pour ces amas de pigment que l'on observe autour de la moelle et des vaisseaux et, d'autre part, je crois que l'infiltration de pigment fin que l'on voit dans les cellules qui vont disparaître n'est pas un processus de dégénérescence. C'est ainsi que les cellules ganglionnaires, de la moelle, de la peau se remplissent souvent de pigment chez *Rana temporaria*, sous forme d'un fin piqueté, tandis que chez *Bufo*, on ne voit que de gros amas.

Dans la queue intacte, le pigment se présente sous deux aspects : amas présentant des ramifications ou masses homogènes; pour bien voir ces ramifications, il faut examiner des coupes à plat; on voit alors au centre la cellule formée d'un faible corps protoplasmique entièrement brun sombre, contenant un noyau difficile à voir; de ce corps partent des prolongements plus ou moins ramifiés en bois de cerf qui s'insinuent entre les cellules, mais n'ont aucun rapport avec elles; ces prolongements sont colorés en brun foncé par des grains de pigments excessivement serrés, mais leur coloration est plus claire que celle des masses homogènes; ces prolongements ne s'élèvent pas en hauteur, mais s'étalent en surface, c'est pourquoi on ne les voit bien qu'à plat. Les masses homogènes s'observent sur des queues qui commencent à entrer en régression; elles se présentent sous la forme d'amas si dense que l'on ne peut y distinguer aucun détail; c'est une masse d'un noir intense, qui ne laisse voir que quelques grains sur les bords. Il est évident pour moi que les cellules rameuses et les amas homogènes ne sont que des états différents d'une seule et même cellule, désignée

sous le nom de *chromatophore*; les premières sont à l'état d'extension, les deuxièmes à l'état de contraction, mais ce sont des cellules absolument normales, et ce serait une erreur d'y voir là des éléments en dégénérescence; ces chromatophores n'ont aucun rapport avec les cellules voisines. D'autre part, j'ai dit plus haut que les cellules de la couche moyenne présentaient un fin piqueté de pigment; or, dans ces cellules, il n'y a pas de boyau, et je n'ai non plus jamais vu de pigment dans les cellules à boyau.

En résumé, il ressort de tous ces faits, à mon avis : 1° que les boyaux ne sont pas formés par le noyau; 2° qu'ils ne sont pas des signes de dégénérescence; le seul changement que nous y verrons au cours de la disparition de la peau sera un certain gonflement, au lieu de rester à l'état de filaments, ils deviendront plus massifs; 3° qu'ils ne se transforment pas en pigment; c'est pourquoi, jusqu'à ce que de nouvelles recherches viennent nous éclairer sur leur véritable nature, j'aime mieux dire que ce sont des formations protoplasmiques dont le rôle est encore à déterminer.

Nous sommes restés un peu longtemps à cette première couche, mais cette étude me semblait nécessaire pour élucider cette question des boyaux de **Bataillon**; la deuxième couche nous retiendra moins longtemps, ses cellules ne présentant rien de particulier. J'ai indiqué en partie les différences qu'elles présentent avec les cellules de la première couche, on m'excusera d'y revenir, mais je tiens à les classer, car les phénomènes que nous étudierons plus loin, se ressentent de ces différences. La première réside dans l'orientation générale; les cellules, au lieu d'être cylindriques à axe perpendiculaire à la basale, sont, celles de la couche tout à fait externe, aplaties parallèlement à cette basale; celles de la couche moyenne sont intermédiaires à ces deux formes extrêmes et participent de leurs caractères particuliers; comme celles de la rangée interne, elles présentent parfois des boyaux avec un noyau pauvre, tandis que d'autres à côté ont un noyau très riche en chromatine, ce qui est assez la caractéristique des cellules superficielles. Les noyaux de ces cellules, en effet, présentent une chromatine très

dense, et après la coloration par l'hématoxyline au fer se montrent colorés vigoureusement en noir (fig. 12, Pl. XIV). Ces cellules sont plus petites que les cellules précédentes pour leur corps cellulaire, leur noyau est de la même dimension que les autres. Elles sont tassées les unes sur les autres et, contrairement aux cellules précédentes, on ne voit aucun vide entre elles. Leur protoplasma est compact, se colore vigoureusement par les couleurs acides, et ne présente pas trace de boyau. Au-dessus de cette couche, qui sur la queue avant toute régression, ne présente guère qu'une ou deux assises de cellules, on observe par places des cellules qui font une légère saillie à la surface; ces cellules se colorent mal, leur noyau reste pâle et la coloration y est diffuse; ce sont des cellules mortes qui sont sur le point de se détacher, mais qui n'ont pas réellement subi la transformation cornée par laquelle les cellules de cette rangée dégénèrent et que nous allons voir s'établir largement sur toute la surface de la peau.

Maintenant que nous connaissons nettement la structure de la peau, nous pouvons passer à l'étude de la régression, étude qui sera grandement facilitée par les détails un peu longs que j'ai cru nécessaire de donner.

Les premiers changements se montrent sur la crête longitudinale formée par les membranes natatoires dont le tissu conjonctif s'est rétracté. C'est en cet endroit, en effet, comme je l'ai dit au chapitre de l'anatomie, que débute le travail de régression qui a un contre-coup immédiat sur la peau de cette région. En ce point, on observe d'abord une augmentation des couches de l'épiderme qui de doubles, au plus de triples qu'elles étaient sur la queue intacte, s'élèvent à cinq ou six rangées; parmi les cellules qui les forment, on observe maintenant surtout dans la couche moyenne des éléments présentant les phénomènes de la chromatolyse; les cellules les plus superficielles ont subi la transformation cornée, enfin la basale est devenue très épaisse; elle a perdu son aspect membraneux et semble devenir spongieuse, elle renferme maintenant quelques noyaux.

Nous voyons d'un seul coup, dans cet endroit, tous les phénomènes qui accompagnent la disparition de la peau, ils sont

de deux ordres : d'abord une force mécanique qui se traduit par un glissement des cellules les unes sur les autres, et par l'épaississement de la basale; ensuite, par contre-coup, des dégénérescences cellulaires, par chromatolyse et par transformation cornée. La chromatolyse se présente par places, entraînant la disparition progressive des éléments, les uns après les autres, de sorte qu'il n'y a jamais de solution de continuité, et que la peau diminue en gardant sa vitalité ; au contraire la desquamation frappe tous les éléments superficiels, de sorte que la chute des plaques cornées est continue et que ce doit être là le processus dégénératif le plus important, mais qui n'est en somme que l'exagération d'un processus physiologique.

Tous ces phénomènes sont d'autant plus nets au début que, comme la queue n'a encore subi aucune réduction ni en longueur ni en épaisseur, la peau qui recouvre les masses musculaires n'a encore subi aucun changement, la comparaison est facile.

Comme je viens de le dire, le premier changement consiste en un épaississement portant surtout sur les cellules de la couche profonde; celles-ci présentent maintenant quatre ou cinq assises de cellules, mais ces cellules sont orientées comme précédemment et ce n'est que beaucoup plus tard que l'on assistera à un bouleversement des rangées aboutissant à la formation de véritables villosités. Il me semble que **Loos** et **Noetzel** exagèrent lorsqu'ils portent le nombre des assises à 16 et 18 rangs; je n'en ai jamais vu autant sur des coupes transversales, mais il arrive que sur des coupes longitudinales, lorsque l'on rencontre les crêtes, on coupe l'épiderme très obliquement, et l'on réalise presque la coupe à plat que j'ai indiquée plus haut; c'est dans ce cas que l'on observe un aussi grand nombre de rangées ; sur les coupes transversales cette cause d'erreur est évitée, la coupe rencontrant la peau sous un plan perpendiculaire.

C'est dans la couche moyenne que l'on observe le plus de cellules en dégénérescence chromatolytique. J'ai déjà plusieurs fois signalé cette dégénérescence, pour le tissu conjonctif et pour les muscles, mais, comme c'est dans la peau qu'elle est le plus abondante, et que c'est là que **Bataillon** l'a décrite sous le nom

d'expulsion de balles chromatiques, j'ai voulu réserver son étude pour ce tissu.

Ce phénomène est, en somme, un phénomène qui a été vu partout dès qu'il y a dégénérescence cellulaire. Il a été signalé pour la première fois par **Flemming** en 1885 sur les follicules de Graaf en dégénérescence et dénommé par lui « chromatolyse »; le professeur **Henneguy** l'a retrouvé et étudié en 1888 sur les noyaux du parablaste des Poissons osseux; depuis, ce phénomène a été signalé et étudié un grand nombre de fois dans les cellules testiculaires, les cellules épithéliales de l'intestin, et dans les tissus les plus divers; c'est donc un processus de dégénérescence général et nous avons vu que le professeur **Henneguy** y rapporte la formation des balles chromatiques.

Dans le cas qui nous occupe, cette dégénérescence s'effectue de la manière suivante : le protoplasma se condense en boule autour du noyau, laissant un léger vide autour de lui; il se colore alors d'une façon plus énergique par les colorants acides. Le noyau se rétracte autour du nucléole, de façon à former une boule homogène qui se colore d'une façon intense par les colorants basiques. Parfois, mais pas toujours, on constate la présence de pigment en fines granulations dans ces cellules; mais comme on en constate aussi dans les cellules intactes, je ne pense pas que la présence du pigment soit un indice de dégénérescence. Bientôt le noyau se fragmente en deux ou trois grains sphériques très énergiquement colorés et contenus dans une masse globuleuse de protoplasma très dense, le tout isolé des autres cellules. Finalement la substance nucléaire se mêle au protoplasma qui prend de plus en plus vigoureusement les colorations, puis enfin le tout s'émiette et disparaît par dissolution, laissant un vide qui bientôt sera comblé par la poussée des cellules voisines.

Je n'ai pu voir là aucun phénomène de phagocytose, je pense donc que les éléments se dissolvent sur place; il est inadmissible, en effet, de penser que, à ce moment, les leucocytes puissent arriver jusqu'à l'épiderme; la basale, maintenant très épaissie, apparaît nettement striée dans le sens transversal, et ne montre nulle part de solution de continuité; d'ailleurs on

ne voit pas dans l'épiderme d'autres cellules que celles que j'ai décrites, ce qui est bien aussi l'avis de **Noetzel** : cet auteur dit que, nulle part, il n'a vu de leucocytes dans l'intérieur de la peau.

La basale a doublé d'épaisseur; elle est maintenant très ondulée : suivant la résistance qu'elle oppose aux forces de rétraction, elle ne se comporte pas de la même manière, selon les points que l'on examine. A l'extrémité de la queue (ce phénomène est surtout marqué chez *Rana esculenta*) elle est probablement plus résistante, et alors elle se plisse à grands plis en gardant son épaisseur et son homogénéité (fig. 13, Pl. XIV). Plus près de la base, elle s'épaissit d'une façon considérable et se décompose en plusieurs plans; les cellules du derme, très augmentées de nombre, sont bientôt englobées par elle, mais n'arrivent jamais jusqu'à l'épiderme (fig. 14, Pl. XV).

Bientôt, lorsque la queue n'est plus qu'un moignon, la basale, à la base, arrive à se confondre avec le tissu conjonctif; tandis qu'à l'extrémité, elle reste très individualisée, mais le plissement est considérable.

Les cellules de la deuxième rangée que nous avions décrites comme étant des cellules aplaties, commencent à subir en grand la transformation cornée : ce sont principalement celles de la couche extérieure, celles de la couche moyenne ne présentent pas beaucoup de changement. Le processus de la dégénérescence est très modifié, les noyaux se contractent et forment aussi une masse homogène qui se colore vigoureusement, mais cette masse ne se dispose pas en boule, elle prend la forme d'une plaquette allongée; peut-être est-ce à cause de la transformation parallèle du protoplasma qui devient corné; cette substance se rétracte en s'aplatissant et cesse de prendre l'éosine; dans les préparations colorées à l'hématéine et à l'éosine, l'épiderme est ainsi bordé d'une ligne flexueuse à peine jaune, contenant des plaquettes violet foncé, tranchant sur la couleur rose de la couche interne; par la safranine et l'hématoxyline au fer, au contraire, noyau et protoplasma se colorent de même d'une façon intense, dessinant ainsi une bordure foncée. A mesure que l'on avance dans la régression de la queue, cette transfor-

mation se précise, et bientôt on voit de larges plaques écailleuses qui se détachent.

Ces phénomènes, à mesure que la queue diminue, vont se poursuivre avec de plus en plus d'intensité, mais plus on avance vers la disparition totale, plus les différences individuelles s'accentuent. Ces différences tiennent à la plus ou moins grande part que prend chaque variété de phénomènes; elles sont très influencées par la résistance plus ou moins grande de la basale.

Dans un premier cas, donné par *Rana temporaria*, le parallélisme des dégénérescences cellulaires et de la rétraction du tissu conjonctif et des muscles est presque parfait; il en résulte que l'épaississement de la peau est à peu près nul. La dégénérescence par chromatolyse étant extrêmement abondante, la transformation cornée est minime. La basale subit un gonflement considérable, et bientôt finit par se confondre avec le tissu conjonctif.

Dans un second cas que j'ai observé chez *Rana esculenta*, la basale présente une très grande résistance à l'extrémité du moignon; le parallélisme entre la régression interne et la régression externe est alors détruit, et nous voyons à cette extrémité, mais seulement là, la basale se plisser à grands plis; près de la base, elle présente les mêmes transformations que chez *Rana temporaria*, gonflement, dissociation des couches et inclusion des cellules du derme qui, toutefois, n'arrivent jamais au contact des cellules de l'épiderme. Dans ce type la chromatolyse est très prononcée, mais la dégénérescence cornée devient très importante; la peau, au lieu de rester lisse, devient rugueuse, il y a formation de plaques écailleuses qui s'enlèvent. Elles ne forment pas encore des villosités vraies, comme celles que nous allons étudier sur le type suivant, mais des élevures plutôt basses séparées les unes des autres par des sillons. Chez *Rana esculenta*, on observe une grande quantité de chromatophores; ils sont réunis souvent en grandes masses; ils ont perdu leurs prolongements et forment des boules denses. Comme l'a constaté **Noetzel**, ils sont très contractés, plus sombres et plus petits; sur les bords ils semblent s'émietter et je me demande si ces grains de pigment détachés de la masse

générale ne seraient pas repris par les cellules épithéliales, car celles-ci en présentent un fin piqueté qu'on ne voyait pas dans les cellules des queues intactes.

Dans le troisième type que j'ai observé chez *Bufo vulgaris*, la dégénérescence par chromatolyse étant peu abondante, toute la peau devient bientôt trop large; elle se plisse, il se forme à sa surface de nombreuses villosités et la transformation cornée est poussée au plus haut point. L'épaisseur de l'épiderme devient considérable, et comporte à l'extrémité de la queue 8 à 10 assises de cellules; au-dessus de ces assises, on assiste à la formation des villosités; celles-ci, formées de grandes élevures, souvent divisées au sommet en deux et même trois cornes, sont formées par les cellules superficielles; ces cellules ont changé de forme et d'orientation; elles ne sont plus aplaties, mais sont devenues globuleuses; leur noyau devient sphérique. Elles sont recouvertes à leur surface libre de plaques cornées qui les coiffent intimement, mais semblent y adhérer assez peu. J'ai indiqué plus haut les caractères de coloration de cette couche, je n'y reviendrai donc pas (fig. 11, Pl. XIV).

Ces villosités s'observent sur toute la longueur de la queue, lorsque celle-ci est réduite à 3 ou 4 mm. environ, mais elles sont beaucoup plus développées à l'extrémité.

Dans le cas particulier de *Bufo*, on n'observe presque pas de chromatophores dans l'épiderme. De place en place on voit une boule noire, et le protoplasma des cellules voisines présente un fin piqueté; ailleurs, il n'y a pas trace de pigments, les cellules en sont totalement dépourvues, et comme la chromatolyse est fréquente dans ces cellules, je pense donc que ces deux phénomènes sont absolument indépendants. Le pigment est au contraire extrêmement abondant dans le tissu conjonctif profond de cet animal. La basale subit les transformations que nous avons observées chez *Rana temporaria*.

Je ne reviendrai pas sur les cellules en karyokinèse qui se présentent assez souvent, même sur des queues très réduites. J'en ai suffisamment parlé plus haut.

Les trois types que nous venons d'étudier ne diffèrent en somme que fort peu; les différences résident dans l'action méca-

nique et dans la façon dont les tissus réagissent contre elle. Prédominante chez *Rana esculenta*, où cette action porte principalement sur la basale, et chez *Bufo vulgaris*, où elle est plus marquée sur l'épiderme lui-même, elle s'est si bien effacée chez *Rana temporaria* que la peau dégénère sans presque varier dans sa forme ni dans son épaisseur. Il me semble que ces trois cas nous montrent assez nettement que, si la queue a bien dû dégénérer primitivement suivant les modes actifs et passifs dont j'ai essayé de montrer la filiation, dans ce dernier cas, par suite d'une évolution plus parfaite, on ne peut plus guère invoquer de véritables phénomènes passifs, mais des retards qui rappellent leur origine.

2° *Corde dorsale.*

Examinée chez le têtard dont la queue n'a encore subi aucun changement, la corde dorsale est un organe parfaitement rectiligne, souple, mais donnant cependant une certaine rigidité à la queue et sur lequel s'insèrent les tractus conjonctifs qui donnent les points d'appui aux muscles.

Elle est formée, en allant du dehors au dedans, d'une couche spéciale de tissu conjontif, le tissu squelettogène; d'une lame élastique interposée entre le tissu et la corde proprement dite; de la substance solide généralement appelée *la gaine* de la corde; enfin du tissu propre de la corde qui se divise lui-même en deux parties, une mince couche épithéliale externe et une couche interne, très différentes l'une de l'autre.

1° Tissu squelettogène. — Ce tissu, qui fait partie du tissu conjonctif, aurait dû être étudié dans le chapitre de ce tissu, mais il est si intimement uni à la corde et son épaississement a une telle action sur la régression de cet organe, que j'ai pensé qu'il valait mieux l'étudier avec lui.

Il diffère essentiellement du tissu conjonctif voisin par une organisation plus spécialisée; ses éléments sont parfaitement orientés, et il est beaucoup plus dense. Il forme autour de la corde un étui fibreux formé de fibrilles circulaires donnant sur une coupe transversale l'aspect d'un anneau continu. Cette couche est parsemée de nombreux noyaux allongés suivant la

circonférence de la corde; ce sont de grands noyaux ovalaires très riches en chromatine, et placés dans un plan perpendiculaire à l'axe de la corde; sur une coupe longitudinale en effet, ils se montrent coupés perpendiculairement à leur axe, et présentent la forme de noyaux arrondis, mais, sur une coupe transversale, ils sont allongés et placés le long du pourtour de la corde.

Sur la queue intacte, cette couche est très mince, elle n'est composée en effet que d'un ou deux rangs de cellules; dès la disparition des membranes natatoires, et dès que la queue commence à diminuer, on la voit augmenter considérablement d'épaisseur et présenter alors quatre ou cinq assises de cellules.

Cette couche squelettogène est séparée de la gaine par une lame élastique; sur la queue intacte cette lame est particulièrement nette, elle forme une ligne à double contour, très réfringente, ne mesurant pas plus de 2 à 3 μ d'épaisseur. Contrairement à la gaine, elle se colore vivement par la safranine. Par le picro-carmin, elle se colore en jaune. Elle est plaquée contre la gaine, mais y adhère fort peu, car dans les accidents de préparation qui sont malheureusement trop fréquents pour la corde, l'imprégnation à la paraffine s'y faisant fort mal, on voit la lame élastique et la gaine se séparer, l'une restant unie à la couche squelettogène, l'autre au tissu épithélial de la corde.

La gaine de la corde, sur la queue intacte, est assez mince: elle ne mesure guère plus de 10 à 15 μ; examinée à un faible grossissement, elle semble anhyste, mais à un plus fort grossissement, il semble qu'on y découvre des lignes radiées très soigneusement décrites par Noetzel; voilà comment s'exprime cet auteur : « Avec de forts grossissements, on voit des fines traînées radiées que Gegenbaur a prises pour des canalicules et Sheel pour du tissu fibreux. Des recherches avec des coupes à la paraffine m'ont montré la justesse de cette dernière manière de voir. Dans de telles préparations l'enveloppe de la corde apparaît non homogène, mais formée par d'innombrables et très fins filaments recourbés parfois. »

Il est bien certain que la gaine n'est pas un tissu homogène, mais son observation est des plus délicates; les colorants ne nous apprennent rien sur sa structure, soit qu'ils ne la colorent pas, soit qu'ils la colorent en masse; cependant, après une observation attentive, j'ai cru pouvoir reconnaître que ce tissu était formé de systèmes concentriques infiniment fins. Ces filaments se recourbent souvent assez brusquement en crochets. Sur une coupe transversale on arrive à les voir assez bien; sur une coupe longitudinale, la gaine présente au contraire un aspect granuleux, car ce qu'on voit, dans ce cas, c'est la coupe des filaments; entre eux se voient de petites lacunes et de très fins canaux. La gaine serait donc formée de filaments concentriques noyés dans une substance unissante et présentant un système de lacunes et de canalicules. Ces filaments sont très intimement unis entre eux, car dans les ruptures de la gaine on ne les voit jamais se séparer; la gaine se casse en bloc et le trait de rupture est net.

Le tissu propre de la corde est formé, comme je l'ai dit plus haut, d'un épithélium et du tissu central très spécial. L'épithélium forme une couche continue intimement appliquée contre la gaine; il est formé de cellules un peu aplaties, assez petites, disposées sur un seul rang; ces cellules se touchent par leurs extrémités et forment un cercle protoplasmique continu contre la gaine. Cette couche assez mince est déformée du côté interne par les noyaux qui bombent dans l'intérieur. Le protoplasma est très dense, finement granuleux, et prend très vigoureusement les matières colorantes. De même les noyaux sont fortement colorés par les colorants basiques, d'une façon un peu diffuse.

La partie centrale est formée de gigantesques cellules ressemblant beaucoup à de grandes cellules végétales; il semble presque que l'on ait sous les yeux une coupe de moelle de sureau. Ces cellules sont formées d'un corps protoplasmique qui, sur la queue intacte, ne prend aucune couleur, et dont on ne pourrait soupçonner la présence s'il ne se condensait et ne devenait visible pendant la régression. De place en place on voit un noyau un peu plus grand que ceux de la couche épi-

théliale, sombre, très dense et se colorant d'une façon diffuse. Ces noyaux sont généralement appliqués contre les membranes d'enveloppe des cellules.

La partie la plus caractéristique de ces cellules est cette membrane d'enveloppe. Les membranes intimement unies les unes aux autres dessinent un réseau à très larges mailles fort justement comparé par Noetzel à un filet. Elles diffèrent dans leur épaisseur suivant les animaux examinés; et ceci a une grande importance dans la résorption de la corde, car si chez *Bufo vulgaris*, où elles sont fines, nous les verrons disparaître sans laisser de trace, chez *Rana temporaria*, où elles sont épaisses et solides, nous les verrons persister très longtemps séparées des cellules et opposant une grande résistance à la destruction.

Contrairement à ce que nous avons vu pour la peau qui jusqu'au bout remplit sa fonction en diminuant, la corde perd toute fonction dès que la queue diminue et devient rapidement un organe inutile; aussi, quoique la régression débute par l'extrémité, la voyons-nous bientôt frappée de dégénérescence d'un bout à l'autre; toutes ses cellules meurent à peu près ensemble; il n'y a pas choix comme dans la peau.

Examinons maintenant une queue dont les membranes ont disparu et dont la longueur a très légèrement diminué; nous assistons à un premier changement très important dans la disparition de la corde. Nous avons vu plus haut que, dès ce moment, on note une hyperplasie générale du tissu conjonctif. La couche squelettogène est peut-être à ce moment la partie du tissu conjonctif qui a le plus augmenté; elle forme maintenant un anneau fibreux large et dense autour de la gaine; elle a plus que triplé de largeur, et si, parfois, sur une queue intacte, elle est un peu difficile à reconnaître, maintenant elle est devenue absolument évidente et très différente du tissu voisin. Le nombre des noyaux a augmenté considérablement, cependant on n'y voit pas de karyokinèses, mais les noyaux étranglés sont assez nombreux; ce fait est assez intéressant à rapprocher de ce que nous avons vu dans les fibres musculaires, où il se fait aussi une multiplication des noyaux par amitose.

Sous cette poussée d'importants changements se voient dans la gaine de la corde; elle augmente d'épaisseur et semble gonfler; la ligne élastique disparaît, je n'ai pu voir comment; **Noetzel** signale d'abord un gonflement, puis une dissolution rapide. Les fibrilles se voient mieux, elles sont maintenant assez ondulées.

Déjà quelques cellules centrales commencent à se condenser et l'on voit apparaître des éléments complètement libres formés d'un corps cellulaire assez considérable, homogène, clair, sans structure apparente et contenant dans leur intérieur un petit noyau très condensé.

Bientôt, de nombreuses fibres musculaires ont disparu et le tissu conjonctif a continué à se condenser, la queue ayant diminué de longueur, la constriction qui n'était d'abord que latérale va maintenant s'effectuer dans le sens longitudinal; la corde subit une poussée qui aboutit peu à peu à son écrasement total.

Cet écrasement débute par un plissement de la gaine qui s'effectue d'abord dans le sens de la longueur, il se forme ainsi de petits plis en accordéon, et de cette façon l'ensemble de la corde reste rectiligne; ces plis s'accentuent, bientôt on voit dans les arcs à concavité interne formés par eux, les fibres les plus internes qui se tendent; les plis se trouvent de plus en plus réunis et plaqués les uns contre les autres; par ce travail, les cellules de la couche squelettogène se trouvent saisies dans les plis qui s'ouvrent au dehors. Bientôt la gaine ne peut plus diminuer en restant rectiligne, on la voit alors décrire de grands plis dessinant des flexuosités assez lâches (fig. 4, et fig. 15 de la Pl. XV); une coupe longitudinale passant un peu à côté de l'axe, détache l'extrémité des plis, les abrase, et, alors on voit dans la coupe, une série de cercles fermés, plus ou moins réguliers, contenant la substance de la corde complètement transformée. Si au contraire la coupe passe exactement dans l'axe, nous observons des plis semblables à ceux que j'ai décrits pour la basale de la peau (fig. 16, Pl. XV).

Les cellules de la substance propre ne se sont pas encore beaucoup ressenties de la pression, lorsque la corde se plisse

à petits plis; cependant on en voit déjà quelques-unes en dégénérescence, à mesure que la gaine se plisse davantage, la dégénérescence augmente considérablement.

On voit bientôt le protoplasma devenir plus dense, se rassembler autour du noyau et prendre beaucoup plus vigoureusement les couleurs. Ici apparaît une petite différence suivant l'espèce examinée ; les membranes d'enveloppe des cellules ne présentent pas la même solidité; très peu épaisses chez *Bufo*, elles disparaissent résorbées par le protoplasma, de sorte que sur une queue très diminuée, on ne voit plus que des amas de cellules dans le vide, entre les parois de la gaine; au contraire, chez les Grenouilles que j'ai examinées, surtout chez *Rana temporaria*, ces cloisons, étant épaisses et solides, ne peuvent être résorbées aussi facilement; les cellules s'en isolent, et il reste dans la gaine, à côté des cellules, des paquets de cordages; nous verrons plus loin comment elles s'en séparent définitivement.

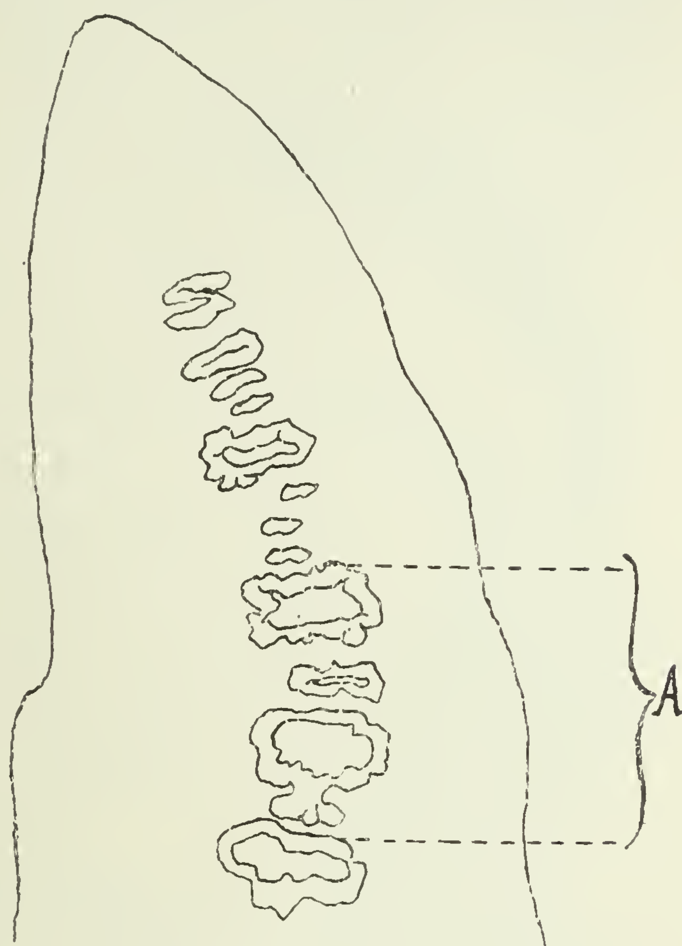


Fig. 4. — Plissement de la corde dorsale. La partie (A) comprise dans l'accolade a été dessinée en détail dans la figure 15 de la planche XV.

A mesure que la queue diminue, la gaine se replie de plus en plus; sa substance est maintenant très désorganisée; nous avons vu comment la couche squelettogène de plus en plus hyperplasiée avait saisi, par la formation des petits plis, des cellules dans son épaisseur. Mais ces cellules ne s'avancent pas plus loin que la moitié environ de sa largeur. Pas plus que Noetzel, je n'ai pu constater de cellules migratrices à l'intérieur de la corde; la gaine d'ailleurs, à ce moment, ne présente aucune solution de continuité; il est évident, pour moi, que la désorganisation des cellules n'est soumise à aucune influence cellulaire étrangère; il ne faut donc voir dans la désagrégation

des cellules que la conséquence des tractions mécaniques qui en modifient la nutrition.

Les cellules sont de plus en plus dégénérées, elles forment des masses très énergiquement colorées par les colorants acides; dans l'intérieur, on voit le noyau dont la chromatine se condense, puis se désagrège, et finalement s'émiette; on observe alors un piqueté abondamment répandu partout qui se colore énergiquement par les couleurs basiques. Ces cellules se sont maintenant complètement séparées des membranes d'enveloppe et celles-ci sont refoulées en paquets vers la base de la queue.

Sous la pression du tissu conjonctif, la gaine finit par céder, surtout à l'extrémité; on la voit alors expulser son contenu; une fois vidée, elle est enserrée, étouffée par le tissu conjonctif de plus en plus dense, et bientôt elle est complètement repoussée et repliée en paquet. La substance est maintenant très désorganisée, elle se creuse de vacuoles, elle se déchiquète et le tissu conjonctif la pénètre de plus en plus. Il n'y a pas de doute pour moi que, au contact de ces cellules, elle ne soit finalement digérée; sur des queues extrêmement réduites, il n'y en a plus trace.

Les cellules de la corde sont maintenant libres, elles sont réunies non loin du paquet de la gaine; elles sont noyées dans un amas de cellules du tissu conjonctif, de cellules pigmentaires et de globules rouges; elles sont très reconnaissables à leur coloration énergique, à l'absence de noyau, parfois cependant il en reste quelques grains très colorés (fig. 17, Pl. XV). Dans cet état elles vont persister encore longtemps.

Mais bientôt, lorsque la queue est réduite à l'état d'un moignon extrêmement court, il semble bien que l'on voit des cellules migratrices s'appliquer contre elles et les englober. La phagocytose par les leucocytes m'a semblé ici assez probable, mais elle n'a lieu que très tardivement et ne porte que sur des débris. Dans ce cas, comme dans celui du système nerveux, les leucocytes ne tuent pas les cellules, ils n'enlèvent que leur cadavre.

La régression de la corde ne se fait pas toujours aussi régulièrement; j'ai déjà signalé au chapitre de l'anatomie une ano-

malie qui a beaucoup modifié le processus. J'ai eu un autre cas qui présente avec le premier quelques rapports, mais qui s'en écarte cependant; je vais étudier maintenant ces deux cas anormaux en détail.

Dans le premier cas, la corde était libre à l'extrémité de la queue déjà rétractée; c'est ce cas que j'ai cité plus haut et qui m'a beaucoup servi pour établir la filiation des phénomènes et l'action des forces internes. La queue avait dû, pour une cause inconnue, être coupée à l'extrémité, et la corde en sortait sous l'apparence d'un appendice vermiforme (fig. 5). Cet appendice était formé de la corde nue, la gaine était restée dans la queue; on y voyait la couche des petites cellules épithéliales à protoplasma condensé, et les grandes cellules centrales à parois épaisses. Les bords de la solution de continuité n'étaient pas taillés à pic, mais dépassaient le point de sortie de la corde et revenaient en arrière, la corde émergeait ainsi d'une sorte d'entonnoir. Dans le pli formé par l'épiderme, le tissu conjonctif était très dense, et l'on y voyait une diapédèse des globules rouges très abondante. Au point où la peau s'insère autour de la corde, la gaine n'existait pas encore, elle n'apparaissait que plus loin; elle avait glissé le long de la corde qui lui avait servi de mandrin et s'était plissée en accordéon à petits plis; toute la corde était rectiligne, seule la gaine avait subi les tractions internes et de ce fait le mécanisme avait changé et l'on ne voyait plus les grands plis de toute la corde.



Fig. 5. — Sortie de la corde à l'extrémité de la queue.

Dans le second cas, la corde n'était pas libre sous forme d'un appendice vermiforme à l'extrémité de la queue, mais on observait à cette extrémité une sorte de petit bouton arrondi. Une coupe, passant par ce bouton, m'a montré que c'était la corde séparée de la gaine qui formait là un petit peloton complètement enveloppé par la peau. La gaine se retrouvait plus loin et,

comme dans le premier cas, avait glissé sur la corde et présentait un plissement à petits plis très serrés.

Dans le premier cas, les cellules de l'extrémité libre ne montraient aucune dégénérescence. La dégénérescence, telle que nous venons de l'étudier, ne se retrouvait qu'à partir du point où la gaine commençait à se plisser. Dans le second cas, les cellules présentaient quelques traces de désorganisation, mais cette désorganisation était beaucoup moins avancée que là où la gaine réapparaissait. Ce fait est assez intéressant, car il nous montre que, pour que la dégénérescence s'accomplisse, il est nécessaire que la poussée s'exerce par l'intermédiaire de la gaine qui est plus rigide. Là où cette poussée ne s'exerce pas du tout comme dans le premier cas, il n'y a pas dégénérescence; là où elle s'exerce moins énergiquement comme dans le second cas, elle est plus réduite. Quel eût été le sort de la moelle dans ces deux cas? Je ne peux faire à ce sujet que des conjectures; je pense que, dans le premier cas, il se serait fait un cal fibreux qui aurait fini par détacher l'appendice; dans le second cas, la corde aurait fini probablement par disparaître, suivant le processus de dégénérescence que l'on y voit commencer.

3° *Organes nerveux.*

Le système nerveux de la queue des têtards se compose de la moelle épinière qui s'étend en ligne droite au-dessus de la corde dorsale et qui est contenue, ainsi que nous l'avons vu au chapitre de l'anatomie, dans un dédoublement du tissu conjonctif qui entoure la corde; de ganglions nerveux placés de chaque côté de la moelle, en dehors de ce dédoublement, contre les masses musculaires; de nerfs à myéline qui se distribuent aux muscles et de nerfs sans myéline qui se répandent dans les membranes natatoires.

La moelle se compose de cellules épendymaires, placées au centre et délimitant un canal assez large. Ces cellules sont très serrées les unes contre les autres, leur protoplasma est très peu abondant, et, comme leurs noyaux se touchent presque et sont extrêmement chargés de chromatine, la moelle présente à un

faible grossissement, sur une coupe transversale, l'aspect d'un petit anneau foncé et, sur une coupe longitudinale, celui de deux lignes parallèles rectilignes.

C'est une question très discutée de savoir si le canal de l'épendyme est ouvert ou non. **Gœtte** dit que la moelle se termine en boule, ce qui est aussi l'avis de **Barfurth**; **Loos** n'a pu le démontrer. **Bataillon** pense que l'extrémité est ouverte au moins dès le commencement de la résorption, car on voit dans son intérieur des leucocytes. **Noetzel** n'a pas pu le constater directement et je n'ai pas été plus heureux que lui.

La moelle est limitée autour de l'anneau épendymaire, à une distance plus ou moins grande, par une fine méninge traçant une ligne continue. Entre cette méninge et le canal épendymaire, on voit des fibres nerveuses et, de place en place, des cellules nerveuses. Ces cellules sont très espacées, et ce n'est que par l'examen de plusieurs coupes sériées que l'on peut en trouver. Ce sont de grandes cellules, moins grandes que celles des ganglions, de 20 à 30 μ, à protoplasma très dense, se colorant énergiquement et contenant souvent des grains de pigment. Leur noyau est très gros, de 10 à 12 μ, et contrairement à celui des cellules épendymaires, leur chromatine est ramassée en un gros nucléole et en quelques grains et lignes éparses allant du nucléole à la membrane, très vigoureusement colorée; à cause de cette pauvreté en chromatine, le noyau paraît pâle, et se détache en plus clair dans le protoplasma. En plus de ces cellules, on constate la présence, en plus ou moins grande quantité, de petites cellules névrogliques dont le noyau assez petit se colore d'une manière intense.

Cette description s'applique à la partie moyenne de la moelle. Plus on s'approche de l'extrémité, plus les cellules nerveuses deviennent rares; les fibres nerveuses disparaissent aussi, et bientôt il ne reste plus que le canal de l'épendyme avec ses cellules toujours autant développées. Au contraire, plus on se rapproche du tronc, plus les fibres nerveuses augmentent; sur l'animal dont la queue est intacte, elles sont peu denses et on observe entre elles de nombreux vides. Dans la moelle, elles sont un peu diffuses par suite de l'absence de la gaine de Schwann;

tandis que, dans les ganglions et les nerfs, elles sont parfaitement nettes.

Les ganglions sont formés, sur une coupe transversale, par cinq ou six énormes cellules; ces cellules ressemblent beaucoup aux grosses cellules nerveuses de la moelle, mais elles sont encore plus grandes; leur corps cellulaire atteint jusqu'à 50 μ et leur noyau 12 à 15 μ; le nucléole mesure 5 à 6 μ, leur protoplasma se colore vigoureusement par les couleurs acides, et contient souvent quelques grains de pigment. Entre ces cellules, on voit des paquets de fibres à myéline ayant la même constitution que celles des nerfs; enfin une fine charpente de tissu conjonctif qui subira l'hyperplasie générale de tout ce tissu.

Les nerfs sont formés en majeure partie de fibres à myéline. **Bataillon** observe que cette myéline ne se colore pas par l'acide osmique. **Noetzel**, au contraire, dit que, chez le têtard jeune, elle se colore intensivement, mais que bientôt elle cesse de prendre la coloration et apparaît gris clair. Je dirai tout de suite que je l'ai vue gris brun au début de la régression, puis plus pâle dans le cours de la régression, mais tout à fait à la fin, lorsqu'elle est extrêmement réduite et ramassée en boule, je l'ai vue reprendre une teinte plus sombre. Peu de chose à dire sur la constitution des nerfs. Sur une coupe, on reconnaît le cylindre-axe et la gaine de Schwann; le long de la gaine il y a de nombreux noyaux riches en chromatine. Sur une coupe longitudinale on voit de place en place des étranglements annulaires.

Il y a dans le tissu conjonctif des membranes des fibres sans myéline; pas plus que les autres auteurs, je n'ai pu en suivre l'évolution régressive; dès que le tissu conjonctif se condense, elles disparaissent dans ce feutrage sans qu'on puisse les reconnaître.

Ici, comme pour la corde, la moelle subit la pression d'arrière en avant. Elle n'a aucune tendance à disparaître par elle-même, car elle se laisse déformer et plisser longtemps avant que ses cellules soient frappées de dégénérescence. Nous n'avons pas affaire ici, en effet, à un tissu résistant comme la corde, mais à un tissu mou qui se prête facilement à un déplacement; il en résulte une assez grande difficulté pour

étudier la dégénérescence ultime, car cet organe finit par être noyé au milieu d'un tissu conjonctif très dense, rempli de cellules pigmentaires, de globules rouges, de cellules migratrices, des débris et des cellules de la corde dorsale : on comprend que dans cet amas de cellules diverses, il est difficile de s'y reconnaître. Cependant, par une étude méthodique, en suivant les différents stades et en terminant par des coupes longitudinales du moignon, de façon à prendre la moelle dans sa longueur, on peut arriver à se rendre assez bien compte de la suite des phénomènes. Les gros nerfs subissent d'abord, comme la moelle, des changements dans leur forme, puis, par contre-coup, des altérations dans leur structure ; quant aux ganglions, enveloppés par le tissu conjonctif, ne pouvant pas suivre une ligne de rétraction comme la moelle et la corde dorsale, ils dégénèrent sur place.

Le premier phénomène que l'on observe sur la moelle est donc un changement dans la forme; de rectiligne elle devient ondulée, mais elle ne suit pas exactement la corde dorsale; chaque organe se plisse là où il peut, et, pour la moelle, ce sont plutôt de molles ondulations, alors qu'à ce moment la corde se plisse à petits plis. Ses cellules restent très longtemps intactes dans cet état, les ondulations ne font que se resserrer. Cependant la myéline subit une dégénérescence que nous allons retrouver identique sur les nerfs; elle semble se liquéfier et se ramasse en boules; bientôt, elle disparaît, probablement résorbée par les cellules migratrices qui abondent autour de la moelle; ce qui me permet de le supposer, c'est qu'on voit bientôt ces cellules se remplir de graisse. Cette graisse, contrairement à la myéline, se colore en noir intense par l'acide osmique; dans ces conditions, il est assez difficile de la distinguer des cellules pigmentaires très nombreuses dans cette région; mais, ce qui permet de la reconnaître, c'est sa forme en masses plus petites, plus régulières et plus nettement sphériques que les masses de pigment. Enfin la comparaison avec une coupe au même stade fixée par le liquide de Zenker ou celui de Bouin, montre nettement que c'est bien de la graisse qu'il s'agit. La myéline, absorbée par les cellules migratrices, se

transformerait donc en vraie graisse dans ces cellules. Je n'ai pu retrouver à ce stade les grandes cellules nerveuses de la moelle; elles ont disparu, mais j'ai tout lieu de croire qu'elles doivent dégénérer suivant le processus des cellules ganglionnaires.

Bientôt, surtout à l'extrémité de la moelle, les cellules de l'épendyme subissent les mêmes modifications mécaniques que nous avons étudiées pour l'épithélium de la peau; au lieu de former un seul rang, elles sont maintenant étagées sur trois ou quatre assises. La torsion a augmenté, et, repoussé par l'hyperplasie du tissu conjonctif, le cordon est maintenant fragmenté. La dégénérescence cellulaire se manifeste alors par la dégénérescence chromatolytique; comme dans les autres tissus, le noyau se transforme en une boule de chromatine très fortement colorée, le protoplasma se condense, la chromatine se fragmente et le tout disparaît.

La pigmentation des cellules ne me paraît jouer aucun rôle dans la dégénérescence. Ce n'est pas un phénomène constant, il dépend des animaux examinés. Ainsi la pigmentation est nulle chez *Bufo*. Chez *Rana temporaria*, ces cellules présentent évidemment plus de pigment que normalement; on en voit un fin piqueté abondant, mais je n'ai pu établir de rapports nets avec la dégénérescence des cellules.

Je dirai, à propos de la présence des leucocytes dans le canal épendymaire, la même chose que ce que dit **Noetzel**, c'est que, si l'on voit bien des éléments dans ce canal, rien ne prouve que ce soient des leucocytes, et qu'il se pourrait bien plutôt que ce ne soient que des cellules épendymaires détachées.

Les grandes cellules ganglionnaires subissent à peu près les mêmes dégénérescences, mais, leur protoplasma étant très abondant, on y voit des transformations invisibles dans les autres cellules.

Le noyau dégénère par chromatolyse, mais celle-ci, à cause de la constitution du noyau, très grand et pauvre en chromatine, diffère sensiblement de ce que nous avons vu généralement. La chromatine ne se réunit pas en une masse compacte; elle se réunit en trois ou quatre boules très colorées, et la membrane

du noyau disparaît. Ceci a été vu par **Loos**, **Bataillon** et **Noetzel**. **Noetzel** signale aussi un autre mode de dégénérescence nucléaire que j'ai vu comme lui : « Souvent, on trouve des noyaux plus gros que la normale et tout à fait pâles, de la même couleur que le corps de la cellule, qui ne laissent reconnaître qu'une membrane lavée et indistincte et un contenu granuleux dans lequel on ne peut voir ni réseau chromatique ni nucléole. Quelquefois la membrane du noyau n'existe plus, la masse du noyau ne se voit plus qu'avec de très forts grossissements. » J'ajouterai que ce procédé de caryolyse m'a paru plutôt plus fréquent que la chromatolyse ordinaire.

Pendant ce temps le protoplasma perd son homogénéité et se creuse de larges vacuoles. Bientôt la cellule est transformée en une masse spongieuse, plus petite que la cellule primitive, car il existe un léger vide tout autour d'elle. Le noyau dégénère souvent plus vite que le protoplasma et l'on voit fréquemment des cellules sans noyau. Je remarquerai, comme je l'ai déjà dit pour la moelle, d'accord avec **Noetzel**, que l'apparition du pigment ne joue aucun rôle dans cette dégénérescence.

Tout autour et entre les cellules ganglionnaires, le tissu conjonctif devient de plus en plus dense, et bientôt on ne voit plus à la place du ganglion qu'un paquet de tissu fibreux.

Les gros nerfs subissent les mêmes modifications que la moelle; ils sont d'abord repliés sur eux-mêmes, puis forment des circonvolutions serrées. D'après **Bataillon**, les cylindres-axes disparaissent de bonne heure, et **Noetzel** décrit toute une série de transformations par lesquelles ceux-ci subiraient d'abord un plissement, puis ensuite un gonflement; je n'ai pu me rendre compte de ces phénomènes, mais comme bientôt on voit la myéline se ramasser en boule et que l'on ne voit plus aucune trace de cylindres-axes, j'ai tout lieu de croire que leur disparition est en effet assez précoce. La myéline désagrégée se teint en brun noir par l'acide osmique; les nerfs se fragmentent, chaque fragment comprenant une ou deux cellules de la gaine de Schwann contenant des boules de myéline; ces cellules subissent bientôt la dégénérescence chromatolytique et sont ingérées nettement par les leucocytes (fig. 18, Pl. XV);

il est facile en effet de reconnaître dans leur protoplasma les boules de myéline et les grains de chromatine.

Conclusion.

On voit, par ce qui précède, que j'attribue la principale cause de la disparition de la queue des têtards à l'évolution du tissu muqueux en tissu adulte ou plutôt sénile et à la transformation parallèle des fibres musculaires en tissu fibreux; la rétraction mécanique, qui en est la conséquence immédiate, les dégénérescences par chromatolyse, puis l'enlèvement des déchets par les cellules migratrices, sont des phénomènes qui en découlent. Comme je l'ai dit plus haut, il est facile de voir que c'est bien par une condensation du tissu muqueux que débute le travail atrophique; en effet, avant toute transformation des tissus qui forment la queue, ce sont les membranes natatoires qui disparaissent, et cette disparition s'effectue par la rétraction du tissu muqueux; lorsque les membranes ont disparu, les muscles commencent à subir irrégulièrement leur transformation, et bientôt, de place en place, on les voit remplacés par des travées beaucoup plus fines de tissu de rétraction qui occupe nécessairement une place beaucoup plus petite. Tout le reste du tissu conjonctif s'hyperplasie et se rétracte partout; l'hyperplasie est proportionnelle à la force qui doit être employée, et, c'est ainsi qu'autour de la corde, le tissu conjonctif est beaucoup plus dense que sous la peau. On voit intervenir alors les phénomènes mécaniques que nous venons d'étudier et qui entraînent les dégénérescences secondaires.

Quel est alors l'action de la phagocytose leucocytaire? elle est assez difficile à préciser, et je ne peux lui donner avec **Bataillon** le principal rôle; mais, d'autre part, je ne peux supprimer, absolument son action comme **Loos** et **Noetzel**. J'écarterai tout d'abord toute intervention des leucocytes pour ce qui est de la désintégration des muscles; ainsi que j'ai essayé de l'établir, ce rôle revient aux noyaux des cellules, et, si la fibre musculaire dégénère, la cellule reste et se transforme pour un certain temps; elle finit par disparaître par chromatolyse, mais aupa-

ravant elle joue un rôle actif dans la rétraction. Pour les autres tissus, le rôle des phagocytes est plus délicat à interpréter; il y a d'abord un fait certain, c'est, ainsi que **Metchnikoff** l'a bien vu, la présence des cellules migratrices (leucocytes), qui est bien évidente. Mais ces leucocytes n'influent pas sur les dégénérescences; celles-ci sont primitives et sont seulement produites par les changements de nutrition qu'amènent les tractions mécaniques; lorsque les leucocytes interviennent ce n'est, à mon avis, que sur les déchets de cellules. La dégénérescence que l'on voit partout, qui est un phénomène général, c'est la dégénérescence par chromatolyse : le noyau se resserre en boule de chromatine homogène, le protoplasma se condense autour et le tout s'émiette et disparaît. Cette dégénérescence s'observe dans des tissus non encore envahis par les cellules migratrices ; c'est ainsi que les cellules de la peau et celles de la corde la subissent bien avant que la basale et la gaine soient forcées. Lorsque la gaine de la corde a disparu, ses cellules restent à l'état de petits blocs libres contenant des grains de chromatine pendant un certain temps; on ne voit pas leur disparition rapide comme celle des sarcolytes, car ce ne sont plus que des déchets à faire disparaître et non des tissus qui s'organisent. J'admets cependant, qu'en dernier lieu, ces cellules disparaissent au contact des cellules migratrices. Où la phagocytose est absolument typique, c'est vis-à-vis des fibres à myéline; là, j'ai pu retrouver très nettement des cellules migratrices ayant englobé des morceaux de fibres très reconnaissables par leur situation et leurs réactions.

Parmi les cellules difficiles à interpréter, il n'y en a pas de plus difficiles que les cellules pigmentaires. A la fin de la résorption, on en voit une énorme quantité, mais, si nous examinons une queue avant la régression, nous voyons qu'il y en a dans l'épiderme, dans le derme exactement sous la basale, autour de la moelle, de l'aorte et des veines. Sur la queue atrophiée, c'est par paquets énormes que l'on en voit un peu partout, et lorsque la diminution est très considérable, elles se trouvent réunies sur un très petit espace, mais bientôt le pigment s'égrène et il est repris par les cellules migratrices, comme on le voit net-

tement dans les membranes. Il se dépose aussi du pigment dans les cellules qui doivent disparaître; ainsi les cellules de la peau, les cellules ganglionnaires et les cellules épendymaires se remplissent de pigment avant de dégénérer. Il faut donc distinguer les grandes cellules pigmentaires qui perdent peu à peu leur pigment, et les cellules qui se pigmentent avant leur dégénérescence; mais ce qui me fait supposer qu'il ne faut pas trop attacher d'importance à cette pigmentation, c'est qu'elle n'est pas constante et dépend de l'espèce examinée. Quant aux rapports du nucléole, des boyaux chromatiques et des balles chromatiques avec le pigment, je ne suis pas de l'avis de **Bataillon**. Ainsi que je l'ai exposé plus haut, je crois que les boyaux chromatiques sont une production absolument spéciale aux cellules de l'épiderme aussi bien du corps que de la queue; qu'ils n'ont aucun rapport avec le noyau et qu'ils ne sont qu'une production protoplasmique; quant aux balles chromatiques, ce ne sont que des noyaux en chromatolyse. Le pigment se forme dans le protoplasma sans le concours du noyau.

Donc, pour ce qui est de la phagocytose leucocytaire, je crois son rôle très restreint et borné à l'évacuation des déchets des cellules, qui n'ont pu disparaître entièrement par la dégénérescence chromatolytique. L'action des leucocytes se bornerait à débarrasser la queue des débris, mais ne provoquerait nullement la mort des cellules.

Bibliographie.

Anglas. — Les tissus de remplacement. *Revue générale des Sciences*, 15 nov. 1904, p. 968.

Barfurth. — Versuche über die Verwandlung des Froschlarven. *Archiv f. mik. Anat.*, 1887.

— Der Hunger als förderndes Princip in der Natur. *Archiv f. mik. Anat.*, 1887.

— Die Rückbildung des Froschlarvenschwanzes. *Archiv f. mik. Anat.*, 1887.

Bataillon. — Les homologies des orifices nasaux et le canal lacrymal. *Revue linnéenne de Lyon*, 15 décembre 1889.

— Sur les conditions physiques de la respiration aquatique. *Soc. de Biol.*, 1889.

— Recherches expérimentales sur la métamorphose des Anoures. *Comptes rend. Acad. des Sciences*, 21 et 28 octobre 1889.

— Étude préliminaire sur la cinèse nucléolaire dans l'histolyse chez les Amphibiens. Lyon, Pitrat, 1890.

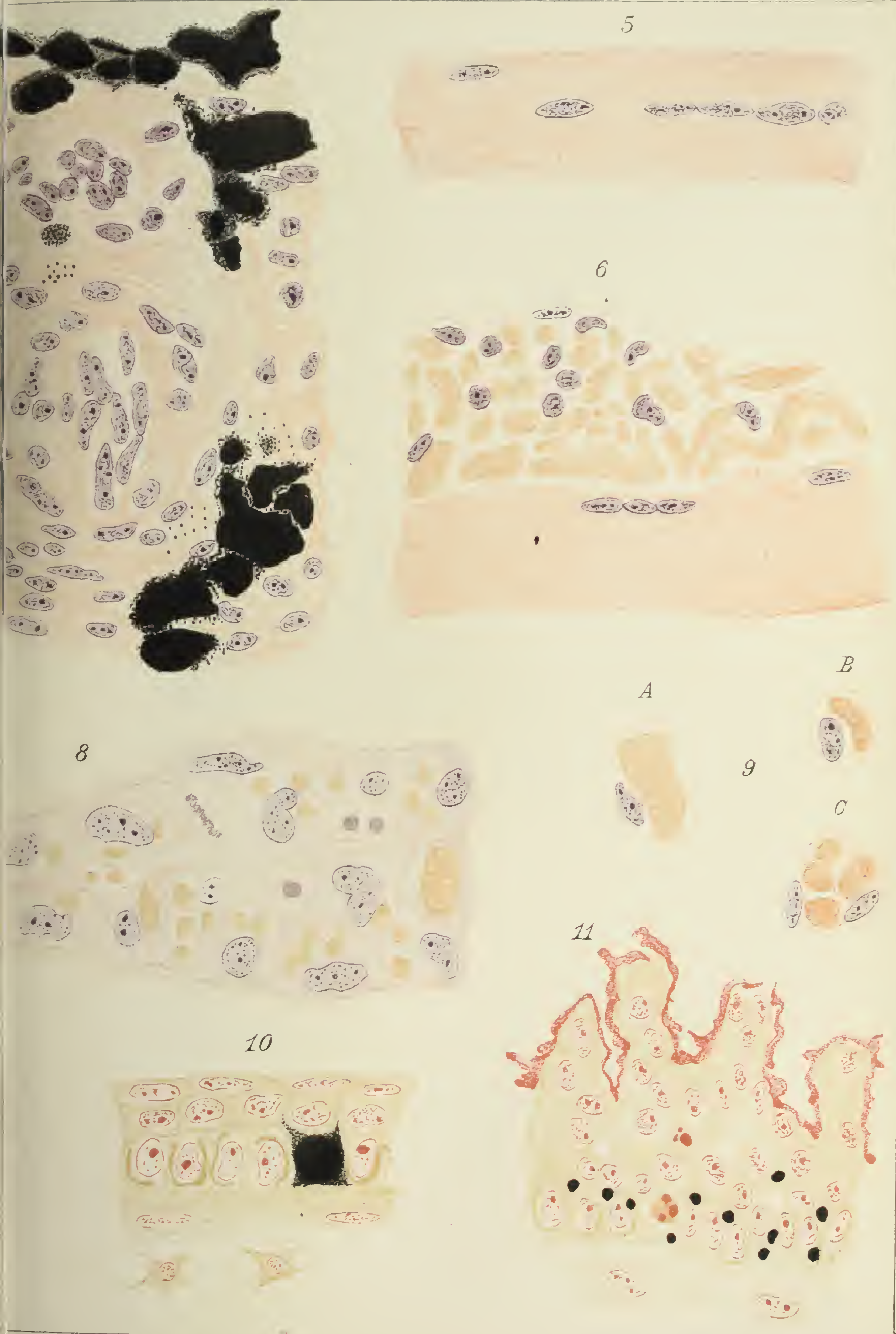
— Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures. Thèse de Paris. *Ann. univ. Lyon*, 1891.



A. Gureysse, del.

Imp.

M

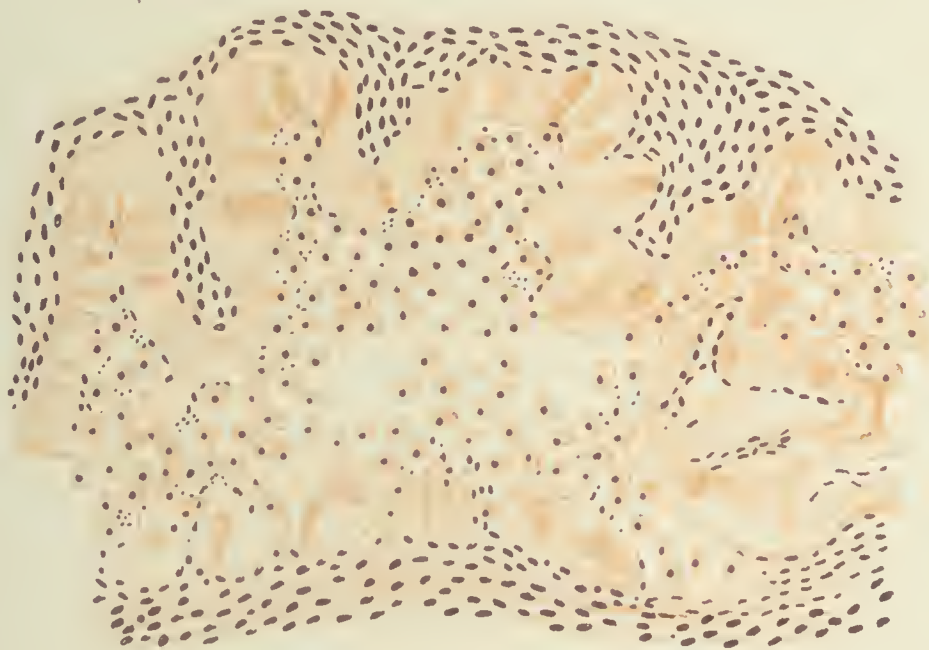


…, Paris
…diteurs.
…o Cassas, lith.

15



16



17



A

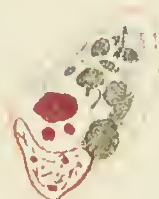


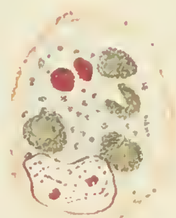
B



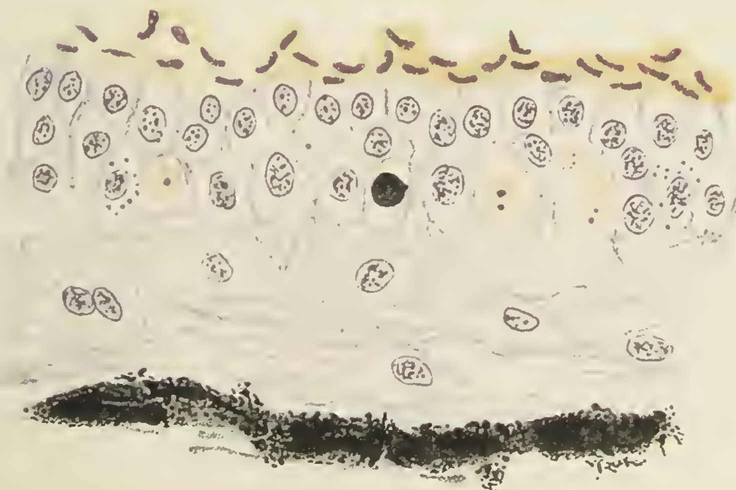
C

18





14



A. Guieysse, del. Imp. L. Lafontaine, Paris. Cassas, lith.

Masson et Cie éditeurs

— A propos du dernier travail de M. Metchnikoff sur l'atrophie des muscles pendant la métamorphose des Batraciens. *Soc. de Biol.*, 1892, n° 9.
— Quelques mots sur la phagocytose musculaire à propos de la réponse de M. Metchnikoff à ma critique. *Soc. de Biol.*, 1892, n° 13.
Bohn. — Influence de l'inanition sur les métamorphoses. *Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, n° 14, 29 avril 1904, p. 661.
Guieysse. — Quelques considérations sur la régression de la queue chez les têtards. *Bulletin de la Soc. philomathique*, 1904.
Henneguy. — Leçons sur la cellule. Paris, 1896.
— Les Insectes. Paris, 1904.
Loos. — Ueber die Betheiligung der Leucocyten an dem zerfall der Gewebe im Froschlarvenschwanze während der Reduction desselben. *Habilitationschrift Leipzig*, 1889.
— Ueber Degenerationserscheinungen im Thierreich, besonders über die Reduction des Froschlarvenschwanzes und die im Verlaufe derselben auf tretendem histolytischen Processe. *Preisschriften gekrönt, etc.*, Leipzig, 1889.
Mayer. — Die sog. Sarcoplasten. *Anat. Anz.*, 1886.
Mercier. — Sur la présence d'un exoplasme dans les cellules épithéliales de la queue du têtard de *Rana temporaria*. *Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, n° 37, 30 déc. 1904, p. 660.
Metchnikoff. — Untersuchungen über die intracellulare Verdauung bei Wirbellosen Thieren. *Arbeïten aus der zool. Instit. d. Un. Wien*, 1883.
— Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere. *Biol. Centralblatt*, 1883.
— Atrophie des muscles pendant la métamorphose des Batraciens. *Ann. Inst. Pasteur*, 1892.
— Réponse à la critique de M. Bataillon au sujet de l'atrophie musculaire chez les têtards. *C. R. Soc. Biol.*, 1892, n° 11.
— Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation. Paris, 1892.
— La lutte pour l'existence entre les diverses parties de l'organisme. *Rev. scientifique*, 1892.
— Étude sur la résorption des cellules. *Ann. Inst. Pasteur*, 1899.
Noetzel. — Die Rüchbildung der Gewebe im Schwanz des Froschlarve. *Arch. mikros. Anat.*, 1895.
— Zur Kenntniss der Histolyse. *Arch. pathol. Anat.*, 1897.

Explication des Planches XIV et XV.

Fig. 1. — Tissu muqueux de la membrane natatoire de *Bufo* n'ayant encore subi aucune régression. — Zenker, hématéine, éosine. — Ocul. 2; obj. 1/12 immersion Nachet.

Fig. 2. — Tissu muqueux de la membrane natatoire transformée en crête. — Zenker, hématéine, éosine. — Ocul. 2; obj. 1/12 immersion Nachet.

Fig. 3. — Aorte caudale. — Coupe longitudinale d'une queue très réduite de *Rana esculenta*. — Bouin, hématéine, éosine. — Ocul. 2: obj. 1/12 immersion Nachet.

Fig. 4. — Commencement de la transformation des fibres musculaires. — A, fibre intacte. — B, fibre remplie de noyaux et divisée en lanières allongées et striées. — C et D, fibres transformées en sarcolytes, contenus dans les phagocytes, et remplacées en E par un petit trousseau de tissu fibreux. — *Bufo vulgaris*. — Ocul. 2; obj. 2 Stiassnie. Zenker, hématéine, éosine.

Fig. 5. — Formation d'une file de noyaux. — *Bufo vulgaris.* — Zenker, hématéine, éosine. — Ocul. 1 ; obj. 1/12 immersion Nachet.

Fig. 6. — Formation des sarcolytes ; on en voit encore en lanières ondulées et striées dans la longueur. — *Rana esculenta.* — Bouin, hématéine, éosine. — Ocul. 1 ; obj. 1/12 immersion Nachet.

Fig. 7. — Même animal, coupe transversale.

Fig. 8. — Disparition progressive des sarcolytes et organisation en trousseau fibreux ; une cellule est en karyokinèse, d'autres en chromatolyse. — *Rana esculenta.* — Bouin, hématéine, éosine. — Ocul. 2 ; obj. 1/12 immersion Nachet.

Fig. 9. — Évolution des sarcolytes. — *Rana esculenta.* — Bouin, hématéine, éosine. — Ocul. 2 ; obj. 1/12 immersion Nachet.

Fig. 10. — Peau, queue intacte. — Flemming, safranine. — *Bufo vulgaris.* — Ocul. 2 ; obj. 1/12 immersion Nachet.

Fig. 11. — Peau, queue très diminuée, apparition de villosités et de plaques cornées. — *Bufo vulgaris.* — Flemming, safranine. — Ocul. 2 ; obj. 1/12 immersion Nachet.

Fig. 12. — Peau colorée à l'hématoxyline au fer et à l'éosine, fixation au Zenker, pour montrer les boyaux. — *Rana esculenta.* — Ocul. 2 ; obj. 1/12 immersion Nachet.

Fig. 13. — Peau à l'extrémité d'un moignon de queue très réduite, montrant les replis de la basale. — *Rana esculenta.* — Bouin, hématéine, éosine. — Ocul. 4 ; obj. 5 Nachet.

Fig. 14. — Même préparation, peau à la base de la queue pour montrer le gonflement de la basale et sa pénétration par les cellules du derme.

Fig. 15. — Corde sur une queue très réduite. — *Bufo vulgaris.* — Bouin, hématéine, éosine. Coupe au collodion. — Ocul. 4 ; obj. 2 Stiassnie.

Fig. 16. — Corde dorsale dont la gaine se rompt. — *Bufo vulgaris.* — Zenker, hématéine, éosine. — Ocul. 2 ; obj. 2 Stiassnie.

Fig. 17. — Chromatolyse des cellules de la corde. — Ocul. 2 ; obj. 1/12 immersion Nachet.

Fig. 18. — Englobement, par des cellules migratrices, des boules de myéline et des grains de chromatine des cellules de la gaine de Schwann. — *Bufo vulgaris.* — Flemming, Safranine. — Ocul. 2 ; obj. 1/12 immersion Nachet.

NOTES CYTOLOGIQUES

Par **A. PRENANT**,
Professeur à l'Université de Nancy.

PLANCHES XVI A XIX.

LES CELLULES CILIÉES ET LES CELLULES MUQUEUSES DANS L'ÉPITHÉLIUM ŒSOPHAGIEN DU TRITON.

L'étude histologique des épithéliums mixtes, c'est-à-dire de ceux que forment des éléments de nature différente, offre un réel intérêt. Elle permet en effet de se prononcer sur la spécificité et pour ainsi dire sur la solidité de la différenciation des éléments qui constituent de tels épithéliums mixtes. Soit en effet, comme exemple d'un tel épithélium, celui qui est formé de cellules vibratiles et de cellules sécrétantes telles que les cellules muqueuses. L'examen histologique montrera : ou bien que ces deux espèces cellulaires sont simplement juxtaposées dans l'épithélium mais sont génétiquement indépendantes l'une de l'autre; ou bien que leur voisinage est dû à des relations d'étroite parenté, à ce que l'une dérive de la transformation de l'autre. Leur spécificité, demeurée entière dans le cas du premier résultat, sera fortement compromise par le second.

Beaucoup d'épithéliums mixtes peuvent convenir pour cette étude. Je citerai : l'épithélium pharyngo-œsophagien de la larve de Salamandre (**Gurwitsch**, 1900, 1901 *b* et *c*, **Joseph**, 1903); l'épithélium de l'estomac du Triton (**Heidenhain**, 1900); l'épithélium œsophagien des Reptiles (**Béguin**, 1902); l'épithélium de la cornée des Urodèles (**Barfurth**, 1891, **Fraisse**, 1895, **Fischel**, 1900); l'épithélium conjonctival (nombreux auteurs, depuis **Stieda**, 1867, par exemple **Pfitzner**, 1896, **Ishikuro**,

1903); l'épithélium de l'épididyme des Mammifères (**Schaffer**, 1892, **Hammar**, 1897, **Henry**, 1900, **Aigner**, 1901, **Gurwitsch**, 1901 *a*, **Benda**, 1900, **Fuchs**, 1904, **Jeleniewski**, 1904), objet de prédilection des histologistes; l'épithélium de la trompe des Mammifères (**Nicolas**, 1891, **Bouin et Limon**, 1900); l'épithélium des voies respiratoires chez les Mammifères (**Drasch**, 1879, 1881, **Kölliker**, 1881, **Waller et Björkman**, 1882); l'épendyme (**Fuchs**, 1904); l'épithélium intestinal du Lombric (**Joseph**, 1903), de la Pectinaire (**Brasil**, 1904), de l'Arénicole (**Vignon**, 1901, **Brasil**).

Pour plusieurs de ces organes, l'étude histologique n'a pas donné, au point de vue des rapports des deux espèces cellulaires composantes, des résultats cytologiques bien décisifs. Cela tient ou bien à ce que cette étude a été entreprise sans le souci particulier de cette question histologique, ou bien à ce que sur les objets et dans les conditions où l'observation a été faite, les deux espèces cellulaires coexistaient sans fusionner et à ce que sans doute ces objets n'ont pas été examinés au bon moment. Les recherches les plus fructueuses ont été faites sur le pharyngo-œsophage des larves d'Urodèles. J'ai choisi, pour ma part, l'œsophage du Triton (*Triton alpestris* et *T. punctatus*), qui est des plus favorables pour ce genre d'études [1].

Technique. — Après fixation par le liquide de Bouin (formol, picrique, acétique) ou le liquide de Perenyi (nitrique, chromique, alcool), les coupes (de 3 à 5 μ d'épaisseur) ont été colorées successivement par l'éosine, l'hématoxyline ferrique et le vert-lumière. Il faut colorer assez fortement par l'éosine; on différencie à point l'hématoxyline dans l'alun de fer; on lave soigneusement, et on colore rapidement (deux ou trois secondes) dans une solution aquoso-alcoolique forte de vert-lumière; on rince à l'alcool et non à l'eau et on monte comme d'habitude. Pour que la coloration soit réussie, les coupes doivent avoir pris à l'œil nu une teinte grise résultant du mélange du rouge et du vert, et de la présence du noir. Les moindres traces de

1. J'ai débité aussi en coupes le pharyngo-œsophage d'une larve de Salamandre: mais les images que j'ai obtenues étaient bien moins nettes que pour l'œsophage du Triton.

mucus apparaissent colorées électivement en vert-émeraude, et je ne connais pas de teinture plus capable de déceler le mucus — sur coupe — que le vert-lumière ainsi employé après les fixateurs précités. Je me suis servi aussi du liquide de Flemming; mais ce réactif m'a donné de moins bons résultats et rend beaucoup moins nette la triple coloration dont il vient d'être question.

L'épithélium varie naturellement, selon les régions qu'on examine. C'est ce qu'il m'a été facile de constater en examinant des coupes sériées comprenant l'œsophage et les régions adjacentes du pharynx et de l'estomac. D'une manière générale, les cellules ciliées vont en diminuant de nombre de l'œsophage vers le pharynx d'une part, vers l'estomac d'autre part.

Dans l'œsophage, les deux sortes d'éléments sont mélangées en proportions à peu près égales, avec légère prédominance cependant des éléments muqueux. L'œsophage proprement dit, de forme cylindrique, mesurant sur un *Triton alpestris* ou *punctatus* de taille ordinaire une longueur de 3 à 5 millimètres, peut être partagé en trois régions, au point de vue de sa structure histologique. Sur sa plus grande étendue et dans la région moyenne, les deux espèces de cellules ciliées et muqueuses sont juxtaposées, les unes et les autres bien caractérisées et pour ainsi dire adultes; il n'existe entre elles que peu de formes de passage. Il n'en est pas de même dans les régions proximale et distale du conduit œsophagien, où l'on trouve en grand nombre des formes intermédiaires ayant à la fois les caractères de l'une et de l'autre sortes de cellules. A l'état de repos ou d'équilibre de l'épithélium succède donc aux deux extrémités de l'œsophage une période de mouvement et de métamorphose, dans laquelle les deux sortes cellulaires se transforment l'une dans l'autre.

Dans le pharynx, les cellules vibratiles sont en minorité; la plupart des éléments épithéliaux sont ou bien des cellules muqueuses caliciformes, ou bien des éléments particuliers à plateau muqueux (cellules recouvrantes).

L'immense majorité des cellules épithéliales de l'estomac sont muqueuses; on trouve cependant çà et là quelques cellules ciliées parfaites, du moins dans la région cardiaque de l'estomac

et sur une longueur de 2 à 3 millimètres. Le fait est d'ailleurs connu; **von Regeczy**, 1880, a trouvé des cellules ciliées dans l'estomac de la Grenouille, du Chat, des Poissons; il ne croit pas que ces cellules proviennent des cellules œsophagiennes déplacées.

Avant de décrire les faits que j'ai observés, je tiens à présenter une remarque générale. L'état de l'épithélium et surtout les processus transformateurs de cet épithélium m'ont offert de grandes variations individuelles, si bien que je ne pourrais décrire un processus univoque par exemple pour la transformation des cellules ciliées en cellules muqueuses. Ces variations individuelles ne sont peut-être d'ailleurs que des variations fonctionnelles. Il est certain que l'estomac et même le pharyngo-œsophage seront dans un état fonctionnel différent chez un animal à jeun et chez un autre sacrifié plus ou moins longtemps après l'ingestion d'une proie. Il est d'ailleurs à peu près impossible de mettre de côté toute variation individuelle et fonctionnelle et de pouvoir assurer que deux animaux sont dans une condition physiologiquement identique. D'après cela, les quelques observations que je présente dans ce mémoire n'ont aucune prétention à la généralité, puisque déjà le petit nombre d'individus que j'ai étudiés m'a donné des résultats en partie différents.

J'examinerai successivement : les cellules ciliées, les cellules muqueuses, les formes de passage entre les unes et les autres.

I. — Cellules ciliées.

Description.

Les cellules ciliées sont des éléments cylindriques ou plutôt prismatiques, pourvus de longs cils que supporte une rangée basale de corpuscules en forme de diplocoques, d'ailleurs difficiles à décrasser par l'alun de fer et à différencier à point (fig. 4 et 5). Il paraît plus exact, au lieu de décrire à la base de chaque cil un corpuscule basal, de la forme d'un diplocoque, de donner l'une des deux descriptions suivantes. Le cil est supporté par un bâtonnet renflé en un bulbe à celle de ses extrémités sur laquelle s'insère le cil, fixé par son extrémité profonde sur un

granule basal électivement colorable. Ou bien : le cil est porté par deux grains d'inégale valeur reliés par une pièce intermédiaire; le grain superficiel ou bulbe du cil et la pièce intermédiaire sont de même nature et se colorent avec une élection médiocre et de façon moyennement intense; le grain profond ou granule basal est électivement et intensément colorable, il est donc de nature différente, et, comme on le verra plus loin, se comporte autrement dans certaines circonstances.

Le diplosome, colorable électivement par l'hématoxyline ferrique, que la plupart des auteurs considèrent, à la suite de **Heidenhain**, 1892, 1893, de **Heidenhain et Cohn**, 1897, de **Zimmermann**, 1898, comme représentant le centrosome des cellules épithéliales, manque aux cellules ciliées de l'œsophage du Triton. Je n'ai observé aucune mitose des éléments vibratiles.

Les cellules vibratiles de l'œsophage du Triton présentent encore un détail de structure intéressant. Dans la zone apicale du corps cellulaire et un peu au-dessous de la rangée des corpuscules basaux, on trouve un amas de petits vermicules, colorables par l'hématoxyline ferrique (fig. 4). Ils correspondent à peu près, tant par leur situation que par leur aspect, à l'amas mitochondrial, chromidial, des auteurs; peut-être même au trophosponge de **Holmgren**. Ils représentent certainement en tout cas une différenciation ergastoplasmique du cytoplasma, en rapport avec des phénomènes de sécrétion, dont les cellules vibratiles ne tarderont pas à être le siège.

Discussion des faits.

Nature des corpuscules basaux. — Les avis continuent d'être partagés sur la question de l'homologie des corpuscules basaux avec les centrosomes, telle qu'elle a été posée par **Henneguy** et **Lenhossèk**.

Parmi les partisans de la théorie de l'homologie, on peut citer les suivants. **Benda**, 1900, conclut à l'identité des corpuscules basaux et des centrosomes. **Joseph**, 1903, dit que la théorie de **Lenhossèk** et **Henneguy**, selon laquelle les corpuscules basaux proviennent du centrosome, n'a pas été ébranlée. **Fuchs**, 1904, est également favorable à la nature centrosomique des corpuscules basaux.

Au contraire **Studnička**, 1899, nie l'homologie des corpuscules ciliaires avec les centrosomes. **Henry**, 1900, et **Gurwitsch**, 1900, 1901, soutiennent la même idée, parce qu'ils n'ont pas réussi à voir les corpuscules basaux

naître du centrosome; ils attribuent à ces corpuscules une origine cytoplasmique et les considèrent comme des formations cellulaires nouvelles et indépendantes.

Présence et nature du diplosome dans les cellules épithéliales et particulièrement vibratiles. — Existe-t-il dans les cellules épithéliales ciliées un corps en forme de diplosome, électivement colorable, équivalent du centrosome? Après **Heidenhain**, **Cohn**, qui ont découvert ce corps dans divers éléments épithéliaux, on a recherché ce diplosome dans les cellules vibratiles. La constatation était en effet du plus grand intérêt, parce que sa coexistence avec les corpuscules basaux, si elle était prouvée, serait défavorable à l'hypothèse de la nature centrosomique de ces corpuscules.

Zimmermann, 1898, fig. 108, **Henry**, 1900, pl. II, fig. 3 et 8, **Studnička**, 1899, fig. 1 et 3, ont représenté ces diplosomes dans des cellules ciliées : **Zimmermann** dans une cellule vibratile de l'épididyme de l'Homme, **Henry** dans les cellules de l'épididyme de l'Homme et du Rat, **Studnička** dans les cellules ciliées du pharynx de larves de Salamandre. Mais ce ne sont pas là des observations courantes, et la plupart des éléments ciliés décrits et figurés par ces auteurs étaient dépourvus de diplosomes. **Fischel**, 1900, dans les cellules épithéliales ciliées de l'œsophage de larves de Salamandre, a décrit aussi des diplosomes.

Joseph au contraire n'a pas réussi à voir de diplosomes dans les cellules ciliées très diverses qu'il a examinées.

Le cas des cellules du canal épididymaire des Mammifères (*vas epididymis*) est digne d'un examen spécial. D'après les observations concordantes de plusieurs auteurs (**Hammar**, 1897, **Gurwitsch**, 1901 *a*, **Fuchs** 1902, 1904, **Jeleniewski**, 1904, **Holmgren** 1904), l'épithélium diffère dans les cônes efférents ou vasculaires de la tête de l'épididyme et dans le canal qui forme le corps et la queue de cet organe. Tandis que dans les canaux de la tête, on a affaire à un épithélium cilié bien caractérisé, les cellules qui tapissent le canal du corps et de la queue ne sont pas à proprement parler des cellules ciliées, et les cils de ces cellules ne sont pas des cils vibratiles véritables, car ils sont dépourvus de corpuscules basaux. Les cils forment une espèce de bouquet de poils (*Haarbuschel*), que **Gurwitsch**, **Jeleniewski** et surtout **Fuchs** ont décrit minutieusement, mais dont la description ne rentre pas dans le sujet de ce travail. Je dirai seulement que cet appareil particulier se compose d'un faisceau de poils extra cellulaires se continuant par un faisceau de filaments intra cellulaires; les auteurs précités, n'ayant pas trouvé de corpuscules basaux en rapport avec ces poils et ces filaments, se sont refusés à identifier cet appareil filamenteux avec un appareil cilié véritable. Seul, **Benda**, 1901, qui a vu lui aussi dans le canal épididymaire le bouquet de poils extra cellulaires et le faisceau de filaments intracellulaires, décrit à la base de ces derniers une grande quantité de granules colorés comme des corpuscules basaux.

Admettant, avec la plupart des auteurs, la présence d'un diplosome dans les cellules vibratiles comme dans les autres cellules épithéliales, il reste à savoir si ce diplosome doit être considéré comme le représentant d'un centrosome. **Gurwitsch**, 1901 *a*, ne le croit pas, et nie que le diplosome des cellules épithéliales soit jamais l'équivalent d'un centrosome; pour lui, ce

diplosome, qu'il appelle « bouton terminal » (*Endknopf*) dans les cellules du canal épididymaire des Mammifères, est en rapport, comme le bouquet de poils auquel il sert d'insertion, avec des processus de sécrétion ; il faudrait par conséquent, si l'on voulait faire de ce diplosome un centrosome véritable, ajouter au rôle dynamique qu'il doit jouer dans la division un rôle sécrétoire, qui jusqu'ici ne fait pas partie des attributions du centrosome et qui enlèverait toute précision à la notion actuelle du centre cellulaire. Sur le même objet, **Fuchs** au contraire, n'ayant trouvé aucune relation entre le diplosome et l'appareil filamenteux, qui sont éloignés l'un de l'autre, conserve au diplosome la signification centrosomique et reproche à **Gurwitsch** d'avoir pris pour diplosome et d'avoir qualifié de bouton terminal tout autre chose, notamment de simples grains de sécrétion. Pour **Jeleniewski** enfin, comme pour **Fuchs**, le diplosome n'a aucune relation avec le faisceau de poils ; mais il n'entre pas non plus dans la constitution de la figure mitotique et persiste pendant que celle-ci acquiert ses centrosomes ; le diplosome n'est donc pas un centrosome, c'est un corps de nature spéciale, encore indéterminée.

Mitose dans les cellules vibratiles. — Il y a des observations concluant à l'existence des mitoses dans les cellules vibratiles, et il en est de contraires.

Dans la première série se rangent les observations de **Hermann** (cité par **Fuchs** p. 610), **Hammar, Zimmermann, Benda,** sur les cellules de l'épididyme des Mammifères et des Reptiles, celles de **Gurwitsch** et de **Jeleniewski. Hammar** a vu des cils vibratiles à la surface d'une cellule en voie de division. **Gurwitsch** représente dans une cellule ciliée sans corpuscules basaux une figure mitotique. Mais, d'après **Fuchs,** les cellules dans lesquelles ces mitoses ont été vues ne sont pas des cellules vibratiles de l'épididyme. Les figures données par **Jeleniewski** ne sont pas non plus absolument probantes et l'on ne peut affirmer que c'est dans des cellules vibratiles que la mitose se passe.

En face de ces observations se placent plusieurs résultats négatifs. **Henry** a vu des figures de division dans l'épididyme, mais elles siégeaient dans des cellules en repos, vidées de leur produit de sécrétion. Ni **Joseph** ni **Fuchs** n'ont trouvé de mitoses dans des cellules vibratiles vraies. **Brasil,** dans l'épithélium intestinal de la Pectinaire a observé des mitoses dans des cellules indifférentes situées à la surface de l'épithélium ; les cellules en division ne portaient ni bordure en brosse, ni cils, ni corpuscules basaux et étaient enclavées entre les cellules ciliées.

Formations particulières décrites dans la zone apicale des cellules épithéliales et notamment des cellules vibratiles. — On peut comparer à l'amas vermiculaire qui vient d'être décrit différentes formations signalées dans la zone apicale des cellules épithéliales, entre la surface libre et le noyau.

Ce sont en premier lieu les réseaux trophospongiaux que **Holmgren,** dans ses divers écrits et surtout dans son grand mémoire (1904), a décrits et figurés dans des éléments épithéliaux très variés, particulièrement dans les cellules de l'épididyme de la Souris (fig. 32-40) et dans les cellules épithéliales des conduits hépatiques de l'Escargot (fig. 42). On connait la signification que **Holmgren** attribue en général à ses réseaux trophospongiaux, et il n'est pas nécessaire de la rappeler ici. L'amas vermiculaire des cellules

épithéliales œsophagiennes des Tritons a quelque analogie avec un réseau trophospongial, bien qu'il soit situé plus superficiellement que le réseau figuré par **Holmgren**, presque au contact du noyau. Cette analogie est rendue plus évidente par l'examen qui sera fait plus loin des cellules ciliées en voie de transformation en cellules muqueuses sécrétrices.

Fuchs, 1902, 1904, décrit dans les cellules de l'épididyme des Mammifères un « peloton de filaments » en rapport avec l'appareil filamenteux dont il a été question ci-dessus. **Holmgren** identifie son réseau trophospongial avec ce peloton de filaments. Mais **Fuchs** conclut de la comparaison de ses figures avec celles données par **Holmgren**, que ce qui est identique avec les canalicules du réseau d'**Holmgren**, ce n'est pas le peloton de filaments mais la sécrétion liquide qu'il voit se former au contact des filaments du peloton, et que les canalicules trophospongiaux mis en évidence par la technique d'**Holmgren** ne sont que cette sécrétion même.

Jeleniewski n'a pas vu le peloton de filaments observé par **Fuchs**, mais seulement des masses homogènes, plus sombres que le protoplasma et pelotonnées en un corps de forme triangulaire; il ne croit pas qu'elles puissent jouer un rôle dans la sécrétion, car elles disparaissent dans les cellules remplies du produit sécrété. Il me semble que c'est précisément là une forte présomption en faveur de leur rôle sécrétoire.

Je citerai enfin une observation analogue aux précédentes, que **Saint-Hilaire**, 1903, a faite sur les cellules intestinales d'*Amphiuma*. Il décrit, lui aussi, un peloton de filaments situé dans le cytoplasma, quelque peu au-dessus du noyau.

II. — Cellules muqueuses.

Description.

Les cellules muqueuses complètement développées offrent une masse cupuliforme de mucus grenu, électivement coloré par le vert-lumière (fig. 1-5). On trouve souvent enfoui dans cette masse le diplosome (centrosome des auteurs), que **K. W. Zimmermann**, 1898, **Joseph**, 1903, et d'autres auteurs y ont décrit, ainsi que les deux filaments qui en partent, l'un dirigé vers l'extérieur (*Aüssenfaden*), l'autre dirigé vers l'intérieur (*Innenfaden*) (fig. 1, 2, 3, 9, 31). Les figures qui ont été données de ce prétendu appareil central me paraissent d'ailleurs en général trop schématiques. En effet, on voit fréquemment et même le plus ordinairement dans la masse muqueuse d'autres granulations que ce diplosome, et je ne peux pour ma part en faire abstraction pour donner plus de netteté au diplosome

et lui attribuer une signification plus importante. Les deux filaments externe et interne, qui partent du diplosome, ne sont pas non plus les seuls qui soient en relation avec lui et avec les autres granulations intramuqueuses. Il existe en effet le plus habituellement tout un système de trabécules cytoplasmiques, qui apparaissent dans mon procédé colorées en gris-rosé par l'hématoxyline ferrique et l'éosine, et qui ne sont que des prolongements du cytoplasma sous-jacent à la masse muqueuse (fig. 1, 18 *c* et autres). Souvent, ce réseau de filaments intramuqueux, dont les granulations noires (y compris le diplosome) ne paraissent être que les points nodaux, se rattache à un axe filamenteux plus puissant qui traverse verticalement le bouchon muqueux et qui prolonge manifestement le cytoplasma dans la masse muqueuse elle-même.

Le cytoplasma a d'ailleurs une constitution grenue et filamenteuse remarquable; les grains et les filaments, colorables par l'hématoxyline ferrique, sont surtout développés au-dessus et autour de la muqueuse (fig. 1, 2, 4, 5, etc.). Fréquemment les filaments ne sont pas rectilignes, mais plus ou moins enroulés en tire-bouchon. Cette disposition, qui a déjà été signalée pour d'autres cellules, peut être mise sur le compte de leur rétraction. Quand à leur signification, la première idée qui se présente à l'esprit est qu'il s'agit de filaments de soutien, de tonofibrilles. Je crois plutôt cependant, pour des raisons à indiquer plus loin, que ce sont des formations ergastoplasmiques, en rapport avec la sécrétion muqueuse.

Un fait intéressant à signaler, c'est que dans un grand nombre de cellules le mucus n'est pas limité au calice muqueux qu'on décrit classiquement. Mais au-dessous de ce calice muqueux le corps cellulaire est plus ou moins rempli de masses de mucus arrondies ou elliptiques, souvent volumineuses (fig. 4, 5, 12). Ces masses sont souvent verticalement alignées; et forment des traînées muqueuses situées entre les grains et les filaments chromatiques du mitome cellulaire, qui ne sont peut-être pas étrangers à leur formation (fig. 5). Ainsi la production de mucus n'est pas confinée dans le calice où on la localise ordinairement; mais ce calice rempli, elle peut envahir le corps

cellulaire jusqu'au noyau. On peut même trouver du mucus dans la zone du cytoplasma sous-jacente au noyau (fig. 2).

Enfin celui-ci n'échappe pas toujours à la transformation muqueuse ; il contient quelquefois des boules ou des flaques de mucus électivement coloré en vert (fig. 3 et 6). Je reviendrai plus loin sur ce point.

Le noyau est d'ailleurs toujours situé à un niveau notablement plus profond que celui des cellules épithéliales ciliées (fig. 4, 5).

Je crois pouvoir affirmer qu'il existe parfois des cellules muqueuses jumelles, je veux dire des cellules n'ayant formé qu'une masse muqueuse commune, qui surmonte leurs corps cellulaires nucléés, étroitement juxtaposés (fig. 4). J'ai observé inversement qu'une seule cellule peut former deux masses muqueuses distinctes, séparées suivant l'axe de la cellule par une cloison que figure un filament plasmatique chromatique (fig. 5).Ce n'est sans doute là que l'exagération de la disposition dans laquelle la masse muqueuse est pénétrée plus ou moins par un axe plasmatique, prolongeant le cytoplasma sous-jacent.

Il faut signaler, notamment dans la partie inférieure de l'œsophage, au voisinage de l'estomac, l'existence de grosses cellules muqueuses, de forme arrondie ou ovale, remplies d'un mucus clair, floconneux, très abondant; la masse muqueuse, dans le milieu ou sur les bords de laquelle se trouve le noyau, est parcourue par un réseau plasmique délicat. Ces cellules qui ne s'ouvrent pas et ne déversent pas leur produit muqueux au dehors, paraissent être des éléments kystiques distendus par le mucus qui s'y est accumulé.

Enfin les cellules représentées dans les figures 11 et 26 offrent un fait curieux. La cellule (fig. 11) appartient à l'œsophage. La cellule (fig. 26) n'est pas à proprement parler une cellule muqueuse comparable à celles du conduit œsophagien, c'est un élément spécial, une variété de cellule stomacale; comme cependant la disposition qu'elle présente est analogue à celle de la cellule précédente, j'en parlerai en même temps pour n'avoir plus à y revenir. Dans la première (fig. 11), en outre de quelques enclaves muqueuses pleines ou vacuolaires, il existe une

grosse vésicule intracellulaire, tapissée par de beaux cils que supportent des corpuscules basaux bien développés; la cavité contient quelques légers flocons muqueux. La cellule (fig. 26) offre une image un peu différente; la vésicule y est bordée par un épais liseré muqueux présentant une striation verticale assez vague et partagé en deux zones concentriques par une ligne circulaire obscurément granulaire; on dirait d'une bordure en brosse engluée de mucus. Les vésicules intracellulaires que je viens de décrire rappellent celles des cellules visuelles dans les yeux des Hirudinées, elles aussi tapissées par une bordure ciliée bien différenciée (Prenant 1900).

Discussion des faits.

Situation des noyaux. — Plusieurs auteurs qui ont étudié des épithéliums mixtes, formés de cellules ciliées et de cellules sécrétrices, muqueuses par exemple, ont constaté que le noyau des unes et des autres est situé à un niveau différent. **Fuchs**, dans l'épididyme, trouve que le noyau des cellules glandulaires occupe une situation plus profonde que celui des cellules ciliées. **Brasil**, dans son étude de l'épithélium intestinal de la Pectinaire, observe que les noyaux des cellules ciliées sont voisins de la surface libre; dans les cellules sécrétantes (qu'il appelle claviformes), les noyaux sont situés dans la partie profonde et renflée de la cellule; ils descendent à mesure que l'acte sécrétoire fait des progrès. Il dit cependant, au sujet de la situation des noyaux, que d'abord dans le stade indifférent il y a émigration nucléaire de la surface libre vers la basale, et qu'ensuite, dans le stade glandulaire, il se fait une migration en sens inverse de la basale vers la surface. — Dans ses recherches sur les phénomènes nucléaires de sécrétion dont les cellules à venin et à enzyme sont le siège, **L. Launoy**, 1903, bien que n'ayant pas eu à comparer la situation du noyau dans deux espèces cellulaires distinctes, a néanmoins constaté une différence entre les distances de la basale au noyau, considérées dans une cellule au repos et dans une cellule en activité; mais cette différence est de tout autre sens que pour les auteurs précédents; car, d'après **Launoy**, si dans une cellule à venin la distance de la basale au noyau est de 1 à 2 μ, elle s'élève à 4 et 15 μ dans une cellule en activité; autrement dit, dans celle-ci, il y a « antéropulsion » du noyau.

Diplosome et filaments plasmiques de la masse muqueuse. — Non seulement le corps cellulaire des éléments muqueux possède, dans la partie non ciliée et demeurée purement cytoplasmique, une constitution filamenteuse remarquable, indiquée ci-dessus; mais encore, comme on le sait depuis fort longtemps, la masse muqueuse elle-même est parcourue par des filaments plasmiques plus ou moins développés, et disposés habituellement en réseau. Ce réseau des cellules muqueuses, connu depuis longtemps et

découvert par **von Ebner**, 1873, fut attribué à un coagulum de mucus (**Beermann**, 1878, **Rawitz**, 1894), mais considéré par la plupart des auteurs comme de nature protoplasmique, et comme nullement artificiel. **Klein**, 1878, **List**, 1886, en ont fait une simple masse filaire, que **Stöhr**, 1887, a même distinguée du réseau protoplasmique ordinaire par un nom spécial. Mais la plupart des auteurs, **Schiefferdecker**, 1884, **R. Krause**, 1895, **Maximow**, 1901, l'ont considéré comme résultant d'une modification du réseau protoplasmique primitif, produite par le dépôt de mucus. Cette manière de voir est aujourd'hui généralement admise, et il suffit d'avoir sous les yeux une cellule muqueuse bien conservée pour se convaincre de son exactitude. On a même décrit dans certaines cellules muqueuses un corps étoilé se rattachant au réseau qui traverse la partie mucifiée, (**Lebrun**, 1891, et **Ellermann**, 1900, dans les cellules muqueuses de l'oviducte des Batraciens; **Zimmermann**, 1898, et **Maximow**, 1901, dans des cellules des glandes salivaires. Ce corps étoilé fut considéré par **Zimmermann** comme une sphère, parce qu'il y avait vu le diplosome signalé plus haut, dont il fit un centrosome. Ce diplosome a été retrouvé par **Joseph**, 1903, qui lui reconnut aussi une signification centrosomique; mais **Maximow** n'a pu l'observer dans les cellules muqueuses des glandes sous-maxillaire et rétrolinguale du Chien.

Je n'ai pas voulu, dans ma description, m'attarder à signaler toutes les manières d'être si variables du réseau plasmique de la masse muqueuse. Par son polymorphisme, cette formation défie toute description. Il est probable que le corps étoilé décrit sur certains objets n'est qu'un des états nombreux sous lesquels elle peut exister. Il suffit de retenir que les filaments de ce système plasmique intramuqueux sont assez électivement colorables par l'hématoxyline ferrique, qu'ils se continuent avec les filaments du cytoplasma ordinaire, qu'ils forment par leur condensation à la périphérie de la coupe muqueuse une sorte d'enveloppe réticulée, la paroi du calice, tandis qu'ils peuvent se rassembler selon l'axe du calice en une sorte de colonne centrale. Quant au diplosome (centrosome?) situé sur une des travées ou sur un nœud du réseau, j'ai dit qu'il est très inconstant, et j'hésite à lui reconnaître la valeur centrosomique qu'on tend à lui attribuer.

III. — Formes intermédiaires entre les cellules ciliées et les cellules muqueuses.

Il existe entre les deux sortes de cellules, ciliées et muqueuses, qui viennent d'être décrites, diverses formes de passage intéressantes à connaître. Ces formes cellulaires offrent à la fois des caractères de cellules ciliées et de cellules muqueuses ; elles représentent, à n'en pas douter, des stades de transformation de l'une des espèces cellulaires dans l'autre.

1°

Description.

Une première série, composée de cellules vibratiles contenant du mucus, peut servir à l'histoire de la formation du mucus, dans le cas de la transformation d'une cellule ciliée en cellule sécrétrice mucipare.

Les premières traces de mucus apparaissent dans la région superficielle de la cellule, plus exactement au niveau de l'amas vermiculaire chromatique signalé plus haut, sous la forme de gouttelettes très fines ou de boules plus grosses (fig. 7, *a* et *b*, fig. 8). On constate que les gouttes muqueuses se forment au contact immédiat des grains et des filaments de l'amas vermiculaire chromatique. Celui-ci a d'ailleurs fréquemment pris un caractère particulier; au lieu des grains et des filaments pleins, uniformément noircis, on voit de petites vésicules claires limitées par un contour noir, des boyaux clairs également bordés par des traits noirs, comme si les grains et les filaments de l'amas vermiculaire s'étaient gonflés, et partiellement vidés, et comme si à présent ils étaient devenus des vacuoles et des canaux (fig. 7 *a*). Quelque interprétation qu'on veuille donner de ces formations, on ne peut s'empêcher de leur reconnaître la signification, un peu vague il est vrai, d'un protoplasma différencié en rapport avec la sécrétion, bref d'un ergastoplasma.

Le processus de transformation muqueux que je viens de décrire était extrêmement fréquent et pouvait passer pour la règle, dans l'un des œsophages de Triton que j'ai examinés.

Dans la plupart des cas cependant, le mucus apparaît sous l'aspect d'une masse diffuse qui infiltre la partie superficielle du cytoplasma de la cellule ciliée.

Dans d'autres éléments ciliés, ce n'est pas dans la partie superficielle des corps cellulaires, c'est dans la zone profonde, voisine du noyau, que se montreront, sous la forme de boules plus ou moins volumineuses, les premiers dépôts muqueux (fig. 9). Mais ce cas est beaucoup plus rare que les précédents,

et je ne crois pas qu'il représente le mode normal de formation du mucus dans une cellule épithéliale vibratile.

J'ajoute que je n'ai rien observé, quant à la production du mucus, qui rappelle les processus décrits par plusieurs auteurs. Je n'ai pas vu de granula, se transformant peu à peu en masses muqueuses et ayant par conséquent la signification de grains de mucigène.

J'ai indiqué plus haut déjà la présence, dans des cellules muqueuses caliciformes bien caractérisées, d'enclaves nucléaires de nature muqueuse. Cela s'observe aussi dans des cellules vibratiles en voie de sécrétion mucipare. J'ai dit déjà que je ne considérais pas cette transformation muqueuse du noyau comme représentant un processus normal de l'élaboration du mucus, et une participation directe du noyau à la formation de cette substance. J'appuie cette opinion sur ce fait que le noyau offre alors généralement, à côté des boules muqueuses, d'autres boules colorées en noir d'une façon intense, d'autres aussi colorées en rose, qui sont des indices manifestes d'une transformation dégénérative du noyau en diverses substances, parmi lesquelles se trouve le mucus (fig. 3). Cette transformation dégénérative du noyau s'observe surtout dans les cellules déjà devenues caliciformes et en pleine période de sécrétion muqueuse; mais elle peut exister aussi dans des cellules ciliées et être alors le seul indice de la métamorphose muqueuse de l'élément.

Dans les cellules ciliées en voie d'élaboration muqueuse, le noyau se montre fréquemment parcouru par des bandes plus claires limitées de part et d'autre par une bordure noire (fig. 7, *a*). Ce sont peut-être là des fentes de clivage, indiquant dans ces noyaux l'existence de processus amitotiques.

Discussion des faits.

Rôle du cytoplasma dans la sécrétion. — 1° Rapports du produit de sécrétion avec l'appareil protoplasmique différencié. — Par l'expression, imprécise à dessein, d'appareil protoplasmique différencié, je désigne à la fois le réseau trophospongial de **Holmgren**, le peloton de filaments de **Fuchs**, l'amas vermiculaire que j'ai décrit. Les observations de ces deux auteurs et les miennes concordent pour reconnaître un rapport évident, topographique tout au moins, entre le produit de sécrétion et l'appareil protoplasmique

en question. **Holmgren**, dans les cellules de l'épididyme, constate qu'à l'intérieur de la corbeille réticulée, formée par son réseau trophospongial, le protoplasma cellulaire devient plus sombre, ce qui tient au dépôt abondant de substances qui se fait en cet endroit. **Fuchs** a vu, sur le même objet, que les premiers débuts de la sécrétion ou plus exactement les premiers amas de matière sécrétée paraissent toujours au milieu ou à côté du peloton de filaments; c'est là que se montrent les premières gouttelettes, là que s'accumulent les premiers granules colorés. J'ai observé de même, je le rappelle, que le mucus se dépose tout d'abord au contact des grains et des filaments de l'amas vermiculaire. Il y a donc bien certainement une relation topographique et peut-être un rapport causal entre le protoplasma différencié de cette région cellulaire et le produit de sécrétion.

2° *Formation préparatoire de mucigène.* — J'ai dit plus haut, en exposant les faits observés, que je n'avais pas réussi à voir les enclaves, préparatoires au produit de sécrétion muqueux, dont on admet généralement l'existence et qu'on a décrites sous le nom de mucigène. Sans avoir l'intention de faire, à propos d'un résultat négatif, l'historique complet de la question du mucigène, je désire cependant rappeler quelques-unes des observations qui ont été faites. Je négligerai dans ce paragraphe, devant y revenir dans le paragraphe suivant, les faits relatifs au rôle que joue le noyau dans la sécrétion, les faits d'élaboration d'un prézymogène d'origine nucléaire, et je me limiterai au mucigène tout formé dans le cytoplasme.

Ranvier, 1886, et **Stöhr**, 1887, ont attribué la formation de mucus au développement de vacuoles qui se remplissent de mucigène, bientôt gonflé et transformé en mucus. **R. Krause**, 1895, a établi l'existence, dans l'évolution de la cellule muqueuse, d'un certain nombre de stades successifs : dans le premier, la cellule, vide de sécrétion, renferme un réseau protoplasmique dans les mailles duquel se trouvent aussi des granules rouges; dans le second stade, les cellules forment le mucigène, présentant le même réseau et les mêmes granules que précédemment, ces derniers étant seulement plus gros; à partir du troisième stade, la mucine commence à se former dans les cellules. **Möller**, 1899, **Nicoglu**, 1893, **Ellermann**, 1900, étudiant respectivement les cellules de Paneth de l'intestin, les glandes cutanées des Amphibiens, l'oviducte des Batraciens, ont donné, malgré la diversité de ces objets d'étude, des descriptions cependant très concordantes. **Nicoglu** distingue les phases suivantes : 1° des cellules à granules albuminoïdes, électivement colorables par exemple par l'hématoxyline ferrique; 2° des cellules à granules gonflés, décolorés par le procédé au fer et donnant la réaction de la thionine; 3° des cellules avec structure pseudofilaire, présentant dans les mailles de la charpente de la mucine parfaite qui donnait la réaction de la thionine. **Ellermann** a observé tous les intermédiaires entre les masses muqueuses et les granules vivement et distinctement colorables qui siégeaient sur les filaments du réseau cytoplasmique; ces granules sont les formes préparatoires des dépôts muqueux.

J'ai vainement cherché, je le répète, à retrouver sur l'objet que j'étudiais les faits précis et indubitables qui ont été signalés ailleurs.

Rôle du noyau dans la sécrétion. — Je n'ai pas l'intention de discuter ici longuement l'importante question de savoir si le noyau prend une part et

quelle part il prend dans les processus de sécrétion. Ce sujet a été traité récemment de plusieurs côtés, notamment par **Vigier**, 1901, et par **L. Launoy**, 1903, avec de grands développements. Il est nécessaire cependant que je m'explique sur la portée que je crois devoir attribuer aux observations que j'ai faites concernant la présence de mucus dans le noyau, et que je compare ce résultat à quelques autres.

La doctrine de la participation du noyau à la formation du produit sécrété a rallié dans ces derniers temps beaucoup de partisans dont **L. Launoy** a donné la liste et relaté les opinions. Mais il y a deux façons de comprendre cette participation, qu'on peut se représenter indirecte ou directe. Que le noyau prenne indirectement part à la sécrétion, en cédant au cytoplasma quelque chose de sa substance, et que son rôle dans la sécrétion soit très important, sinon prépondérant, c'est ce qu'aucun histophysiologiste ne voudrait se refuser à admettre aujourd'hui. Mais que les nombreuses images obtenues par les auteurs montrant l'émission nucléaire de boules, de corps variés dans le cytoplasma ambiant, que ces images soient interprétées comme la preuve de l'incorporation directe de la substance nucléaire à la substance sécrétée, cela est beaucoup plus discutable, et même, je le crois, tout à fait à rejeter.

Voyons quelques-unes de ces images observées par quelques auteurs[1].

Henry a été amené, dans ses recherches sur la sécrétion épididymaire, (1898, p. 27 et suiv.) à admettre que cette sécrétion est essentiellement formée par le noyau, parce que d'une part il n'avait trouvé dans le cytoplasma aucune trace d'ergastoplasma auquel il pût rapporter l'élaboration du matériel sécrété, et parce que d'autre part (et c'est là une observation positive) il avait assisté à la destruction du noyau et à son émiettement en grains de sécrétion. Le noyau commence par se modifier chimiquement; on en est alors à la phase de sécrétion nucléaire. Puis le noyau dégénère et se transforme en plasmosomes qui deviennent libres dans le cytoplasma et y forment les produits de sécrétion; c'est la phase d'excrétion nucléaire. Une phase nouvelle, de sécrétion cellulaire, dans laquelle l'activité du cytoplasma entre en jeu, succède à celle-là. Enfin l'acte glandulaire se termine par une phase d'excrétion cellulaire.

Vigier, 1901, par l'étude des cellules des glandes à venin chez le Triton, a été conduit à considérer le nucléole comme un organe de la cellule capable de donner naissance à des substances qui, déversées dans le cytoplasma, y seront modifiées et deviendront les produits de la cellule. Des observations ultérieures sur les cellules de la glande digestive de l'Écrevisse

1. Je me bornerai à rapporter l'opinion des auteurs les plus récents, qui ont pris parti pour la participation directe du noyau à la sécrétion. Je renverrai, pour les opinions plus ou moins semblables soutenues par des auteurs plus anciens aux travaux d'**Henry**, **Vigier**, **Launoy**, qui ont donné de la question une bibliographie fort complète. On peut citer parmi les partisans de la sécrétion nucléaire plus ou moins directe, par émission dans le cytoplasma de corps nucléaires figurés : **Ogata**, 1883, **Steinhaus**, 1888, **Lukjanow**, 1888, 1895. **Melissinos** et **Nicolaides**, 1890, **Ver Eecke**, 1893, **R. Krause**, 1895, **Mouret**, 1895. **Trambusti**, 1895, **Henneguy**, 1896, **Galeotti**, 1895, 1897, 1901, **Pizon**. 1898, **Duboscq**, 1898, **Laguesse**, 1899, 1900. **Möller**, 1899, **Garnier**, 1899, **Poljakow**, 1900, **Henry**, 1900, **M**[me] **Phisalix**, 1900, **Vigier**, 1901, **Maximow**, 1901, **Launoy**, 1903, etc.

(1901) lui ont permis de préciser encore sa manière de voir; il montre, dans des figures très nettes, que le nucléole émigre hors du noyau et vient constituer dans le cytoplasma un pyrénosome (parasome) qui devient, après certaines transformations, le produit sécrété. Il conclut donc que le noyau fournit au cytoplasma sous forme de substance nucléolaire les matériaux nécessaires à la sécrétion.

L. Launoy, 1903, considère comme évidente la participation directe du noyau à la sécrétion, pour avoir constaté d'abord la différence de chromaticité de la chromatine nucléaire, ensuite et surtout l'émission dans le cytoplasma de grains figurés ayant les réactions chromatiques de la chromatine intranucléaire, enfin l'examen de substance nucléaire dissoute, accessoirement figurée sous forme ergastoplasmique. Ces formations sécrétées se présentent tantôt sous l'aspect de grains de sécrétion vénogène, tantôt sous celui de vénogène ergastoplasmique. L'origine nucléaire du vénogène granuleux et du vénogène ergastoplasmique découle non seulement de leur position primitive, paranucléaire, et de leur chromaticité, mais encore de la régression chromatinienne du noyau. La constitution de la membrane nucléaire suffit à expliquer l'exode des matériaux nucléaires destinés à la sécrétion, sans qu'il soit nécessaire d'invoquer une solution de continuité dans la membrane. Le grain de vénogène et le vénogène ergastoplasmique disparaissent d'ailleurs pendant la période d'activité sécrétoire du cytoplasma, qui succède à celle de la préparation nucléaire. L'élaboration nucléaire et l'élaboration cytoplasmique constituent donc deux cycles différents et successifs de la sécrétion. Tandis que la première donne naissance au vénogène, le venin définitif résulte de la seconde; mais le venin ne parait pas dériver immédiatement du vénogène. Le premier cycle, celui de l'élaboration nucléaire et de l'émission dans le cytoplasma de produits nucléaires figurés, est illustré par de nombreuses figures. Les unes montrent seulement des grains de vénogène plus ou moins voisins du noyau; les autres (fig. 29, 34 par exemple) font voir des pyrénosomes paranucléaires, c'est-à-dire des corps analogues aux nucléoles mais situés hors du noyau dans le cytoplasma. Dans la planche II de son mémoire **Launoy** figure plusieurs fois (fig. 6, 7, 11, 14) dans les cellules digestives d'un Crabe des pyrénosomes ou des pyrénosoïdes, entiers ou fragmentés, parfois voisins du noyau, dont la membrane présente une encoche à leur niveau. Ces différentes images nous sont présentées comme autant de preuves en faveur de l'issue de produits figurés élaborés dans le noyau, émis dans le cytoplasma où ils formeront le matériel préparatoire de la sécrétion.

Pour **Brasil**, 1904, le noyau prend aussi directement part à la formation du produit sécrété. Les sphérules dont est bourré le cytoplasma de la cellule intestinale de la Pectinaire sont d'origine nucléaire; le processus par lequel le noyau s'emploie à la sécrétion n'est d'ailleurs pas univoque, et l'auteur décrit plusieurs modes de participation nucléaire. Le noyau peut se transformer en un bâtonnet chromatique, puis se résout en sphérules qui se dissolvent dans le cytoplasma. Le noyau peut aussi rejeter dans le cytoplasma des masses hyalines remplies de granulations chromatiques, des plasmosomes formés par son nucléole. **Brasil** admet même un mouvement de descente du noyau, qui abandonne dans le cytoplasma, à mesure qu'il

descend, une grosse hyalosphère englobant un plasmosome, tandis que sa chromatine disparaît, et qui finit par se réduire à une vacuole contenant un gros plasmosome. Ailleurs (fig. 28-32), l'auteur figure des noyaux émettant des boules chromatiques et se vidant de leur chromatine par karyolyse pour former le produit de sécrétion. Enfin (fig. 13-15), il représente les stades de l'expulsion hors du noyau d'un corps teint en gris par le liquide de Flemming et de nature muco-graisseuse; il croit que dans les cellules à sécrétion muco-graisseuse il se différencie un nucléole imprégné de substance grasse, que ce nucléole donne naissance à des corps de même nature qui sont émis dans le cytoplasma. Toutes ces figures viennent à l'appui de la thèse, soutenue par l'auteur, de la participation du noyau à la sécrétion. Quelques images cependant (par exemple fig. 15 dans le texte), où l'on voit à côté du noyau très réduit de grosses boules chromatiques, sont interprétées comme figures de dégénérescence. Bien que les dessins de **Brasil** soient plus probants que ceux de **Launoy** de l'émission directe de produits nucléaires servant à la sécrétion, je ne suis pas entièrement convaincu cependant que ces figures ne puissent s'expliquer d'autre façon : soit qu'on les considère celles-là aussi comme des formes de dégénérescence, soit qu'on les explique par des déformations artificielles dues à une fragilité toute spéciale du noyau.

Fuchs, 1904, à son tour, est partisan déclaré du rôle direct du noyau dans la sécrétion. A l'appui de son opinion, il dessine (fig. 14) dans une cellule épididymaire de l'Homme un grain noir semblable aux grains de sécrétion qui remplissent le corps cellulaire, mais situé dans une encoche du noyau, et pour cette raison, selon lui, de provenance nucléaire. Il faut avouer que **Launoy**, **Brasil** et beaucoup d'auteurs avant eux s'étaient donné beaucoup plus de peine pour établir la participation directe du noyau à la formation du produit sécrété.

Malgré l'important faisceau de faits apporté par de nombreux auteurs à l'appui de l'exode de matières nucléaires destinées à former le produit de sécrétion, je persiste à croire que les images observées ne sont rien moins que probantes de ce mode particulier d'intervention du noyau dans la sécrétion.

Je crois en effet que bon nombre de ces images sont artificielles, dues sinon à une fixation insuffisante d'une manière absolue, du moins à une fragilité particulière des noyaux des cellules en état de sécrétion vis-à-vis des réactifs fixateurs. Je n'admets pas plus comme réel l'exode d'un corps nucléaire figuré (pyrénosome ou autre) que l'issue du produit de sécrétion sous la forme d'une protubérance herniaire que beaucoup d'histologistes (**Van Gehuchten**, **Nicolas**, et récemment **Henschen**, 1904) ont considéré comme un processus normal d'excrétion cellulaire[1].

1. **Heidenhain**, 1899, **Vignon**, 1901, ont fait la critique de la « théorie vésiculaire » de la sécrétion. A ce propos, **Vignon** me reproche, bien à tort, d'être partisan de cette théorie vésiculaire. J'ai dit en effet au sujet des cellules intestinales de la Douve du foie, éléments à la fois ciliés et glandulaires, que « de leur surface s'échappent des produits de sécrétion qui tombent dans la lumière du tube digestif ». Je ne peux qualifier autrement des formations qui peuvent être assez abondantes pour remplir la cavité digestive, mais je n'ai pas dit expres-

Quant aux autres images montrant des corps figurés (pyrénosomes ou autres) dans le cytoplasma à côté et en dehors du noyau, je les attribue à des phénomènes de dégénérescence nucléaire, qui accidentellement peuvent être concomitants du processus normal de sécrétion, mais qui ne sauraient représenter ce processus, dans l'objet du moins que j'ai examiné. C'est ainsi que j'interprète toutes les boules, de chromaticité variable, y compris les boules muqueuses, que j'ai vues à côté du noyau. Elles provenaient manifestement d'une transformation dégénérative du corps nucléaire, parce qu'elles étaient pour ainsi dire comprises dans les limites de l'espace occupé normalement par le noyau et parce qu'en les ajoutant les unes aux autres ainsi qu'au reste du noyau on reconstituait le noyau normal avec sa taille et sa forme habituelles.

Dégénérescence nucléaire dans les éléments glandulaires. — La dégénérescence du noyau est d'ailleurs fréquente dans les cellules glandulaires et y a été maintes fois signalée.

Lukjanow, 1887, **Steinhaus**, 1888, **Nicolas** surtout, 1891, ont attiré l'attention sur des enclaves cytoplasmiques de l'épithélium intestinal des Vertébrés; **Nicolas** a montré qu'il ne pouvait s'agir de phagocytes dégénérés, comme **R. Heidenhain** le prétendait. Ces enclaves sont en partie d'origine nucléaire et sont dues à la dégénérescence du noyau.

D'autre part, **Nicolas**, 1890, a observé, dans les glandes mucipares du Péripate, des phénomènes dégénératifs du noyau, sans que la mort de ce noyau s'ensuive. Il ne peut décider si la régression nucléaire fait ou non partie du processus normal de sécrétion. Il rappelle que, selon **Hermann**, 1888, le noyau de certaines cellules glandulaires peut être atteint de modifications dégénératives sans pour cela mourir.

Léger et Duboscq, 1900, 1902, ont observé dans l'épithélium intestinal de plusieurs Insectes des dégénérescences nucléaires.

Brasil, 1904, signale, dans les cellules épithéliales de l'intestin chez l'Arénicole, la Pectinaire, et chez *Audouinia*, divers modes de dégénération nucléaire, celui entre autres où le noyau se transforme partiellement en grosses boules hyalines avec enclaves chromatiques (fig. xv).

2°

Description.

Une deuxième série de figures pourra montrer quelle est la destinée de la bordure ciliée dans une cellule vibratile en voie de transformation muqueuse.

sément que ces produits se formaient selon le procédé simpliste imaginé par les partisans de la théorie vésiculaire de la sécrétion. **Vignon**, qui en veut décidément aux vésicules, me reproche d'avoir parlé des « vésicules » dont sont creusées les cellules visuelles des Hirudinées. J'ai dit : « vacuoles » et non « vésicules ». Je crains que mon commentateur connaisse mal l'objet cellulaire dont il parle et que la lecture de mon mémoire l'ait mal renseigné à ce sujet; car il n'aurait pas confondu dans une même réprobation les vésicules de sécrétion et les vacuoles intracellulaires des éléments visuels des Sangsues.

Dans les cellules ciliées, où, comme on l'a vu plus haut, du mucus s'est déjà déposé au-dessous de la garniture vibratile, celle-ci se transforme et disparaît. La disparition de la bordure ciliée est manifestement en rapport avec la présence du mucus au-dessous d'elle ou avec le suintement du mucus qui, en la traversant, commence déjà à sourdre au dehors. On voit en effet que là, et là seulement où existe le mucus, les cils diminuent d'abord de hauteur (fig. 7, *a*). Puis les corpuscules basaux sont à leur tour atteints; de diplosomes qu'ils étaient, ils se réduisent à de simples granules qui deviennent encore de plus en plus petits (fig. 7 *a*, 18 *b*, *e*); finalement la rangée corpusculaire n'est plus représentée que par une simple ligne (fig. 4 et 22, *a*). La bordure vibratile n'est atteinte que juste au-dessus de la partie du corps cellulaire où s'est déjà déposé du mucus, et dans la portion de son étendue qui est déjà baignée par l'écoulement muqueux; tout le reste de la bordure vibratile peut être demeuré parfaitement indemne (fig. 7 *a*, 18 *b*). Les cils en voie de disparition n'ont plus les mêmes affinités chromatiques; au lieu de se colorer en gris rosé par l'hématoxyline ferrique et l'éosine, ils sont colorables plus ou moins franchement par le vert-lumière, soit que du mucus les imbibe simplement au passage, soit qu'ils aient réellement subi une transformation muqueuse. Des cils intacts peuvent toutefois persister assez longtemps, englobés dans un bouchon de mucus.

Ces images s'observent principalement sur toute la longueur de l'œsophage proprement dit. Mais on les constate aussi dans la région intermédiaire entre l'œsophage et l'estomac, où elles sont plus rares cependant, et dans le pharynx où elles sont plus rares encore. Par conséquent, c'est aussi par ce mode que prennent naissance une partie tout au moins des cellules muqueuses de l'estomac et du pharynx.

Discussion des faits.

L'excrétion cellulaire dans les éléments ciliés. — Les observations rapportées dans le paragraphe précédent montraient que l'existence d'une bordure vibratile, la différenciation vibratile d'une cellule épithéliale, ne sont pas une contre-indication à l'instauration d'un processus sécrétoire dans cette cellule.

L'observation présente prouve que la présence d'une bordure ciliée, même parfaitement développée, n'est pas un obstacle à l'excrétion du produit de sécrétion, mais que cette sécrétion fait disparaître la garniture ciliée et par conséquent efface le caractère essentiel de la différenciation, de sorte que la cellule vibratile devient, après la disparition des cils et des corpuscules basaux, une cellule glandulaire ordinaire. Je ne crois pas qu'il existe, dans la bibliographie cytologique, d'autre observation de la dystrophie et de l'atrophie de la garniture vibratile, produites par la présence et sous l'effort du produit de sécrétion. **Brasil** a toutefois dit que la dégénérescence ciliaire observée par lui dans l'épithélium intestinal de la Pectinaire a pour cause l'amoncellement des réserves au sein du cytoplasma. **Fischel**, 1900, a fait sur la cornée des larves de Salamandre l'observation intéressante que l'augmentation du pigment cellulaire va de pair avec la diminution des cils vibratiles.

Il est digne de remarque que dans tous les cas où l'on prétend avoir assisté, dans des épithéliums couverts de cils, d'une brosse ou d'un plateau strié, à l'expulsion du produit de sécrétion véritable sous la forme de protubérances herniaires ou de vésicules liquides, le revêtement superficiel de la cellule ne paraissait subir aucun dommage du fait de cette expulsion et s'écartait simplement pour livrer passage aux produits sécrétés. Peut-être est-ce là une preuve qu'il ne s'agit pas d'un processus réel d'excrétion cellulaire, mais bien plutôt d'artifices de préparation dans les nombreux cas où l'on a admis l'explication de l'excrétion vésiculeuse (cas de l'épithélium intestinal des Insectes, **Van Gehuchten**; du rein des Vertébrés, **Nicolas**, et autres, nombreuses observations rassemblées et discutées par **Vignon** [*loc. cit.*]; observations récentes de **Henschen**, etc.)

Je citerai, comme se rattachant d'assez loin au fait que j'ai constaté, ceux qu'ont observés **Aigner**, 1900, **Gurwitsch**, 1901, **Fuchs**, 1904, sur les cellules du canal épididymaire des Mammifères. Comme on l'a vu plus haut, l'épithélium de ce canal est formé de cellules ciliées particulières, qui ne sont pas des cellules vibratiles véritables et qui portent une sorte de bouquet de poils prolongé dans le cytoplasma par un appareil radiculaire filamenteux. **Gurwitsch** et **Fuchs** admettent que ces appendices cellulaires, qu'ils décrivent du reste différemment, loin de disparaître par le fait de la sécrétion, concourent même à l'acte sécrétoire. Si **Gurwitsch** ne reconnaît pas à la partie radiculaire du bouquet de poils une fonction ergastoplasmique dans la préparation du matériel sécrété, il lui fait jouer du moins un rôle important dans l'excrétion du produit liquide de sécrétion; il admet que c'est conduit en quelque sorte par ces poils que filtre le liquide sécrété, que c'est grâce à leur présence que le liquide peut vaincre la tension superficielle de la cellule et s'échapper au dehors, que c'est par une ouverture laissée par les poils qui s'écartent que la substance sécrétée s'évacue en une vésicule de sécrétion. Pour **Fuchs**, le développement de l'appareil filamenteux intracellulaire est en rapport avec la sécrétion. Le produit de sécrétion, formé du mélange du contenu de vacuoles liquides et de grains colorables, s'accumule dans cet appareil, et en l'imbibant le rend plus chromatique et plus net; c'est le long de cet appareil et c'est grâce à sa contraction que le produit sécrété est expulsé au dehors.

3°

Description.

Je rangerai dans une troisième série des cellules, muqueuses ou non, recouvertes d'un plateau plus ou moins nettement strié, ou même d'une véritable bordure en brosse.

Des cellules non muqueuses, d'ailleurs semblables aux cellules vibratiles, peuvent offrir à leur surface soit un plateau strié soit même une bordure en brosse assez bien caractérisée.

Ainsi, dans la figure 16, il existe, enclavées entre les cellules muqueuses, des cellules parfois très étroites, que leurs caractères rapprochent des cellules vibratiles mais qui à la place de la garniture ciliée offrent un simple plateau strié. Que représentent ces éléments? Il est bien difficile de leur assigner une place dans la série des stades intermédiaires entre les cellules vibratiles et les éléments muqueux.

Il n'est guère plus aisé de placer à coup sûr des éléments non muqueux (fig. 21), revêtus d'une bordure striée, analogue à une bordure en brosse, dont la hauteur assez grande correspond à celle de la coupe du cadre cellulaire; une ligne noire irrégulière sépare cette bordure du cytoplasma; il est à noter que cette bordure est colorée en vert sale, ce qui prouve qu'elle est imbibée de mucus ou a subi une transformation muqueuse.

Comme ces deux sortes de cellules ne renferment que peu ou point de mucus, elles ne peuvent que représenter des stades initiaux ou terminaux de la série des intermédiaires entre cellules vibratiles et cellules muqueuses, soit la cellule vibratile modifiée non encore mucifiée, soit une cellule muqueuse vidée de son mucus et revenant à la forme épithéliale vibratile.

Il n'est pas impossible que ces deux variétés cellulaires aient quelque analogie avec les « cellules recouvrantes » dont il sera question plus loin. Cependant le rapport du plateau strié avec les cadres cellulaires, au-dessus du plan desquels il est situé, est un obstacle sérieux pour les considérer comme cellules recouvrantes.

D'autres cellules, qui offrent une différenciation superficielle

plus ou moins comparable à un plateau strié, diffèrent des précédentes parce qu'elles renferment du mucus en proportion variable. Il existe d'ailleurs une très grande variété de types qui doivent être successivement décrits.

Dans certaines cellules fortement chargées de mucus, sans que celui-ci soit déjà concentré en un calice parfaitement limité, il existe à la surface de la cellule, à la hauteur du cadre cellulaire, à la hauteur aussi de la rangée des corpuscules basaux des cellules vibratiles voisines, une sorte de plateau strié très imparfait, limité profondément et superficiellement par deux lignes noires horizontales à peu près parallèles, reliées çà et là par quelques barrettes verticales; du mucus se répand à travers ce revêtement cellulaire (fig. 7, *c*). Je crois que c'est là, dans une cellule ciliée devenue muqueuse, un vestige ultime de la garniture vibratile en voie de disparition, et que c'est là plus spécialement ce qui reste de la rangée des corpuscules basaux. On assiste du reste assez rarement à ce stade.

Les types suivants sont au contraire fréquents.

L'un deux, le type figure 15, s'observe dans des cellules muqueuses où le calice muqueux peu développé et mal délimité n'occupe que la partie toute superficielle du corps cellulaire. Il y a alors au-dessus de ce calice, séparé de lui par une ligne noire tendue au niveau du cadre cellulaire, un plateau vaguement ou point du tout strié, coloré en vert et par conséquent complètement muqueux, ayant à peu près la hauteur de la rangée des corpuscules basaux. Cette forme me paraît devoir être rattachée à la précédente; le mucus se serait condensé en une sorte de plateau, dans les limites du cadre est tracé précédemment.

Plus souvent encore on observe les images représentées dans les figures 14, 17, 19. Dans ce type, la cellule muqueuse, dont le calice est plus ou moins nettement délimité, est recouverte par un plateau régulièrement et bien strié, dont le fond coloré en vert et par conséquent muqueux est strié de petits bâtonnets teints en gris. Ce plateau est séparé du calice muqueux par une ligne noire continue ou discontinue, irrégulièrement épaissie mais non moniliforme et corpusculaire, qui va de l'un à l'autre

des deux corpuscules inférieurs du cadre cellulaire. La hauteur du plateau, un peu supérieure à la rangée basale des cellules ciliées, paraît correspondre cependant à celle du cadre cellulaire, dont les deux corpuscules sont visibles dans la figure 17. La même interprétation me paraît convenir pour cette forme cellulaire que pour la précédente; dans la cellule, devenue muqueuse, un plateau strié s'est différencié dans les limites de l'ancienne rangée de corpuscules basaux.

On a quelquefois sous les yeux des cellules du type de la figure 20. Le mucus peu abondant forme à la surface de la cellule une masse lobulée. Un plateau strié, muqueux, recouvre cette masse lobulée de mucus; ce plateau ou bien est continu et régulier, ou bien sa continuité paraît être rompue par la masse muqueuse sous-jacente (fig. 20 *a*). Une ligne noire, elle aussi tantôt continue, tantôt discontinue, sépare le plateau strié du mucus plus profond; cette ligne, tendue entre le gros corpuscule inférieur du cadre cellulaire, n'est, peut-être, que ce cadre vu de profil. Plusieurs fois j'ai observé dans le mucus situé juste au-dessous de cette ligne des séries verticales et parallèles entre elles de granules sériés, prolongeant plus ou moins exactement les stries du plateau (fig. 20, *b*, fig. 25). Cette image rappelle assez bien celle qu'ont observée plusieurs auteurs dans des cellules ciliées ou des cellules à plateau et que j'ai constatée souvent moi-même. On pourrait la comparer à une rangée de roseaux (les cils ou les stries du plateau), se reflétant sur le bord de l'eau (au delà de la ligne noire), en des ombres (les bâtonnets ou rangées verticales de granules). On peut citer les figures de **Vignon** (Pl. XVI, fig. 2, 4, 5, 9, ventricule chilyfique et tubes de Malpighi de larves de Chironome), qui nomme cette zone striée à bâtonnets : ectoplasma strié. C'est ce que **Van Gehuchten** a nommé, 1890 : bordures en brosses à deux et même trois étages. **Schoenichen**, 1898, dans l'intestin des Oniscides, **Pantel**, 1898, chez sa larve du groupe des Tachinaires, **Heidenhain**, 1899, dans l'intestin de la Grenouille, ont vu et interprété des images analogues.

4°

Les figures 23, 29 représentent un type très spécial offrant les particularités décrites par **Heidenhain**, 1900, dans les cellules épithéliales de l'estomac du Triton. La cellule est surmontée par un plateau muqueux très épais et irrégulier, que traversent verticalement des filaments plasmatiques colorables en gris rosé de façon plus intense que le cytoplasma indifférent (fig. 25). Ces filaments tantôt sont simples, tantôt au contraire ramifiés (fig. 23, 24, 26, 28) : dans ce second cas, d'un tronc commun dont la longueur est à peu près la moitié de l'épaisseur du plateau part une petite touffe de quatre ou cinq branches qui se terminent à la surface libre du plateau par une extrémité épaissie ou non en un bouton (fig. 26, 28). J'ai eu sous les yeux, comme on le voit, les mêmes images que **Heidenhain** a observées, et je n'ai rien d'essentiel à ajouter à l'excellente description de cet observateur distingué. J'en donnerais volontiers cependant une interprétation différente de celle qu'il a proposée. **Heidenhain** pense avoir eu affaire aux mêmes cellules que **Gurwitsch**, 1900, avait auparavant considérées comme des stades jeunes de l'évolution des cellules ciliées; mais l'identité des formes observées par les deux auteurs ne me paraît nullement prouvée. Contrairement à **Gurwitsch**, **Heidenhain** croit qu'il s'agit là de formes initiales des cellules muqueuses, d'un point de départ de la mucification des cellules épithéliales. Je ne veux rien affirmer quant à la signification de ces formes cellulaires. Mais plutôt que de me ranger à l'interprétation de **Heidenhain**, je serais disposé à admettre que ces formes indiquent autre chose que le début d'une transformation muqueuse de l'élément épithélial. Cette transformation, on l'a vu, se fait suivant un tout autre procédé et donne lieu à d'autres images que celles-là. Il n'est cependant pas impossible que la métamorphose muqueuse de la cellule vibratile se produise suivant des modes différents. Plusieurs faits parlent contre un début de forme muqueuse et en faveur d'un retour à l'état ciliée ou du moins à une forme analogue. Il est en effet certain que le mucus qui imprègne le plateau superficiel des cellules stoma-

cales peut disparaître (fig. 23, 24, 29); on ne peut supposer qu'il s'agisse de cellules en voie de transformation muqueuse; car la disposition spéciale des filaments plasmiques a pour cause précisément l'infiltration muqueuse du cytoplasma, et ne s'explique que succédant à la transformation muqueuse, dont elle est une conséquence. D'autre part, les filaments plasmiques paraissent donner naissance à une bordure ciliée complète, mais plus ou moins imparfaite. Voici comment les choses m'ont semblé se passer. Le plateau muqueux qui forme la partie superficielle d'une cellule de l'estomac n'est lui-même que la portion supérieure de la masse muqueuse totale; le système des filaments plasmatiques verticaux, simples et ramifiés, résulte du réarrangement des tractus du système plasmique qui traverse toute la masse de mucus. Puisque le mucus peut disparaître, totalement ou à peu près, du plateau muqueux de la cellule stomacale, les filaments plasmatiques, dégagés du mucus où ils étaient plongés, deviennent libres et peuvent former des appendices cellulaires plus ou moins semblables à des cils. De plus, les bases d'insertion des filaments et des arbuscules plasmatiques paraissent être les premiers rudiments d'une rangée, d'abord très incomplète et irrégulière, de corpuscules basaux qui seront de mieux en mieux caractérisés. La comparaison des cellules *a* et *c* de la figure 27 est à cet égard instructive. Les cils et les corpuscules basaux irréguliers et inégaux de la cellule *c* peuvent très bien s'être formés aux dépens d'un plateau muqueux tel que celui de la cellule *a*, où l'on voit, à la hauteur de la rangée basale de *c* et en même temps du cadre cellulaire, les pieds des arbuscules plasmiques former une ébauche de rangée corpusculaire basale. Ce qui est certain, c'est que le plateau muqueux a la même hauteur que la bordure ciliée et qu'il est situé comme celle-ci au-dessus du plan des cadres cellulaires.

Je ne veux pas affirmer cependant que ces cellules à plateau muqueux et plasmatique sont des éléments muqueux en train de se transformer en cellules ciliées véritables. Car d'une part je n'ai pas réussi à voir toutes les phases de la transformation en cellules vibratiles parfaites. D'autre part, les rares cellules ciliées qu'on trouve dans l'épithélium stomacal me paraissent

bien plutôt être des cellules vibratiles de l'œsophage ayant échappé à la transformation muqueuse que des éléments muqueux stomacaux, qui se seraient différenciés sur place et sur de nouveaux frais en cellules vibratiles. Il n'est pas impossible que les cellules stomacales à plateau muqueux et plasmatique ne soient que le premier stade d'une évolution ciliée qui ne peut s'achever, en raison des conditions défectueuses où se trouve l'épithélium stomacal, soumis à l'action directe et prolongée des aliments. Il faudrait examiner systématiquement, pour avoir là-dessus quelques indications, l'estomac d'animaux à jeun et d'autres sacrifiés à tous les moments de la digestion. J'ajoute que les images cellulaires (et les processus dont elles sont l'expression) que je viens de décrire dans ce paragraphe n'ont été observés que sur un seul exemplaire de *Triton alpestris*.

5°

Les cellules épithéliales du pharynx ne sont pas toutes des cellules ciliées ou des cellules muqueuses du type ordinaire. Une troisième sorte d'éléments, dont les rapports génétiques avec les deux autres sont restés d'ailleurs pour moi obscurs et purement hypothétiques, est formée de cellules analogues à celles de l'épithélium buccal et du tégument externe et connues sous le nom de « cellules recouvrantes » (*Deckzellen*). La présence simultanée de ces trois espèces de cellules dans le pharynx des larves de Salamandre a été reconnue par Joseph. Les cellules recouvrantes ne sont pas simplement mélangées aux autres. Mais elles occupent surtout les parties latérales de la paroi pharyngienne, où elles forment la presque totalité du revêtement épithélial, tandis qu'elles sont de plus en plus clairsemées à mesure qu'on se rapproche de la ligne médiane ; la paroi pharyngienne est donc presque exclusivement tapissée suivant une large bande médiane par des cellules vibratiles et des cellules muqueuses. D'autre part, ces éléments spéciaux deviennent de plus en plus nombreux, quand on se rapproche de la cavité buccale.

Ces cellules recouvrantes (fig. 30, 33) ont en général la situa-

tion et la forme des cellules ciliées. Leur noyau, volumineux, est situé très superficiellement. Elles sont caractérisées par la présence d'une sorte de plateau superficiel, la « plaque recouvrante » (*Deckplatte*) des auteurs. Ce plateau est remarquable surtout par la coloration qu'il prend avec le vert-lumière; cette coloration indique qu'il est de nature muqueuse ou tout au moins imprégné de mucus; elle est d'ailleurs plus foncée et plus bleuâtre que celle du mucus qui remplit les cellules caliciformes. La plaque recouvrante présente une striation verticale plus ou moins nette, due à l'existence de bâtonnets ou de lames verticales un peu différemment colorables. Sa surface externe est assez régulièrement convexe, plus ou moins fortement bombée, en général assez faiblement; sa surface interne, convexe aussi, est souvent irrégulière et présente alors une série d'encoches où s'enfonce le cytoplasma sous-jacent. L'irrégularité de la face profonde est surtout prononcée quand le plateau atteint une grande épaisseur. Parfois le plateau est presque incolore, privé de mucus, dans une zone superficielle tout au moins; on aperçoit alors dans cette zone de petits bâtonnets verticaux bien nets (fig. 33, *a*). Assez souvent la plaque recouvrante est décomposée en deux zones superposées, séparées l'une de l'autre par une ligne horizontale de granules plasmiques électivement colorables, auxquels se rattachent les filaments qui strient le plateau verticalement (fig. 33, *a*). Un caractère important à signaler, c'est que le plateau est limité superficiellement par une ligne fine et colorable à la façon du cytoplasma en rose noirâtre (fig. 30, 31); cette ligne se décompose souvent en granules juxtaposés (fig. 30, 33). La plaque recouvrante affecte avec le cadre cellulaire (*Kittleiste*) une relation très importante à indiquer; le corpuscule qui représente superficiellement la coupe de ce cadre est situé au niveau de la ligne fréquemment granuleuse qui limite la surface externe du plateau (fig. 30-33); de ce corpuscule peut partir un bâtonnet qui s'enfonce plus ou moins profondément sur les bords du plateau. Enfin j'ajouterai que la plaque recouvrante est souvent hérissée de petits bâtonnets muqueux colorés en vert clair, dont le nombre paraît correspondre à celui des stries du plateau

(fig. 31); ils ressemblent aux bâtonnets basaux d'une garniture vibratile, qui se seraient transformés en appendices muqueux.

6°

Telles sont les diverses images que j'ai pu observer, comme formes intermédiaires entre les cellules vibratiles et les cellules muqueuses. Je m'abstiendrai provisoirement de les interpréter de façon précise et me bornerai à quelques indications générales.

L'étude des transformations des deux sortes cellulaires, ciliées et muqueuses, l'une dans l'autre ne paraît rendue très difficile, d'abord parce qu'aucun phénomène n'est constant et que les transformations semblent pouvoir se faire selon divers modes; de là une difficulté considérable pour la mise en série des états cellulaires observés. Les formes cellulaires intermédiaires que l'on constate doivent d'ailleurs cependant toutes (abstraction faite peut-être des cellules recouvrantes) appartenir à deux séries seulement, l'une allant des cellules ciliées aux cellules muqueuses (série mucipète), l'autre des cellules muqueuses aux cellules ciliées (série cilipète). Les divisions cellulaires étant très rares dans cet épithélium, même chez des animaux bien nourris, il devient du reste nécessaire que les reconstitutions cellulaires se fassent dans les deux sens, qu'il s'établisse une sorte de va-et-vient entre les deux espèces cellulaires. Mais comme il arrive malheureusement trop souvent en histologie, s'il est relativement facile d'établir les termes d'une série représentée par autant de cadavres cellulaires d'aspect différent, il est beaucoup plus difficile de donner un sens à cette série, d'indiquer quel en est le point de départ et quel en est le point terminus. Il est incontestable que les formes décrites ici dans les paragraphes 1° et 2° de ce chapitre appartiennent à la série mucipète, c'est-à-dire à des cellules ciliées évoluant vers les cellules muqueuses. Quant aux autres formes que j'ai observées, leur place est tout à fait incertaine, et je me bornerai aux suppositions que j'ai faites à ce sujet.

Discussion des faits et exposé bibliographique.

Rapports génétiques entre cellules ciliées et cellules glandulaires. — Tous ou presque tous les auteurs, qui ont étudié des épithéliums mixtes, y ont trouvé des formes intermédiaires entre les deux espèces cellulaires, ciliée et glandulaire, représentées dans ces épithéliums, et ont conclu à l'existence de rapports génétiques entre les deux espèces de cellules, à une transformation incessante de l'une dans l'autre. Toutefois, **Schumacher**, 1901, examinant le pharynx de la Grenouille, prétend que les cellules muqueuses ou caliciformes ne sont pas des cellules vibratiles transformées. Elles apparaissent en effet selon lui dans les couches les plus profondes de l'épithélium et gagnent peu à peu la surface épithéliale en repoussant les cellules vibratiles. En éclatant, elles peuvent détacher du corps de la cellule ciliée la partie qui est devant elles et qui porte les cils; celle-ci tombe alors dans la cavité pharyngienne en formant un « corpuscule vibratile », doué de mobilité. Il est possible que dans le pharynx de la Grenouille il en soit bien ainsi. Mais il y a à faire ici une distinction que l'auteur n'a pas faite et qui n'avait pas échappé à **Pfitzner**, 1897. Le regretté anatomiste s'exprimait ainsi au sujet des cellules muqueuses de la conjonctive. La dénomination de cellules caliciformes (*Becherzellen*) n'est pas applicable à ces éléments. Les cellules caliciformes se trouvent dans la muqueuse respiratoire, dans la muqueuse intestinale, jamais dans les épithéliums de provenance ectodermique. Les cellules caliciformes siègent à la surface de l'épithélium et se développent aux dépens de cellules superficielles, c'est-à-dire de cellules qui portent soit une bordure vibratile soit tout au moins un liseré strié cuticulaire. On les trouve dans les épithéliums simples; quand elles existent dans les épithéliums stratifiés, elles ont toujours une situation superficielle.

Presque tous les auteurs qui ont étudié l'épididyme (**Hammar**, **Henry**, **Fuchs**, **Jeleniewski**) ont conclu à l'existence de formes intermédiaires entre les deux sortes de cellules, ciliées et muqueuses. Seul, **Aigner** n'a pas trouvé ces formes de passage. **Hammar** a écrit que les cellules vibratiles perdent leurs cils lorsqu'elles se mettent à sécréter et que plus tard elles se refont un nouvel appareil vibratile. **Henry** a vu, chez les Oiseaux et les Mammifères, que la garniture vibratile disparait, quand la cellule sécrète, et se reconstitue, après une phase de repos sécrétoire; la bordure ciliée est donc, conclut-il, une formation transitoire et contingente, et la cellule ciliée n'est pas véritablement une espèce cellulaire spécifiquement fixée, mais seulement une forme cellulaire passagère. **Fuchs** (p. 629), se posant le problème de l'origine des cellules vibratiles dans l'épididyme, répond qu'elles dérivent de cellules glandulaires, pourvues ou non d'une bordure en brosse. Recherchant comment se forme alors la bordure ciliée, il voit le diplosome centrosomique de l'élément glandulaire se dédoubler et former les corpuscules basaux et il représente les termes successifs de ce processus dans une série de dessins (α à π); il conclut que la cellule vibratile est le multiple d'une cellule à fouet unique (*Geisselzelle*). Les cellules épendymaires que **Fuchs**, 1902-1904, a aussi examinées, sont alternativement sécrétoires et vibratiles, tout comme les cellules de l'épididyme.

Jeleniewski, qui a étudié les cônes vasculaires de l'épididyme, ne paraît pas s'être fait une idée très nette de l'évolution cellulaire qui s'y accomplit. Il dit d'une part que les cellules glandulaires ne fonctionnent que peu de temps et qu'après une courte période de sécrétion elles régénèrent leur appareil vibratile. D'autre part, il paraît admettre aussi une évolution inverse; car, partant de cette observation que, chez le Hérisson hibernant et non fonctionnant, l'épididyme est uniquement tapissé de cellules vibratiles, il admet la transformation de ces cellules en cellules sécrétrices, puis la disparition des cellules sécrétrices, que remplacent de jeunes éléments formés par division mitotique. Il faudrait mentionner ici, à l'appui de la transformation des cellules ciliées en éléments glandulaires, les observations nombreuses des auteurs qui ont vu, dans les organes rénaux, les cellules épithéliales se couvrir alternativement d'une bordure en brosse et celle-ci disparaître au cours de phénomènes sécrétoires pour réapparaître ensuite.

Les observations de **Brasil** sur l'épithélium intestinal de la Pectinaire l'ont conduit aux résultats généraux suivants. Il existe dans cet épithélium des mitoses superficielles; or les cellules ciliées ne sont pas détruites, tandis que les cellules glandulaires se détruisent; donc les cellules ciliées deviennent des éléments glandulaires et sont régénérées par les divisions mitotiques. Ayant observé des cellules à ferments pauciciliées, l'auteur se demande s'il doit les considérer comme des éléments reconstituant le revêtement vibratile ou comme des cellules dont la garniture ciliée est en voie de disparition, et il adopte la seconde interprétation. Se fondant sur les travaux de **Hammar**, **Henry**, **Gurwitsch**, il croit cependant, avec **S. Mayer**, 1897, et nous, 1899, à la possibilité de la rénovation ciliaire.

Quant aux observations faites sur l'épithélium œsophagien et stomacal des Batraciens, par **Gurwitsch**, par **Heidenhain**, elles ont eu pour objet et pour résultat précisément la constatation de formes de passage entre les cellules ciliées et les éléments glandulaires. On a vu cependant plus haut que **Schumacher** n'a pas admis que les cellules caliciformes muqueuses, dans l'épithélium stratifié du pharynx de la Grenouille, soient des cellules épithéliales transformées. J'ai dit quelle distinction **Pfitzner** avait faite entre les véritables cellules caliciformes muqueuses et les cellules muqueuses ordinaires, auxquelles seules s'appliquent les résultats de **Schumacher**.

L'étude de l'épiderme et de la cornée des Batraciens a permis à **Pfitzner**, 1879, 1880, 1897, et à **Fischel**, 1900, de constater que les cellules muqueuses de Leydig ne sont que des cellules épithéliales ordinaires transformées. Au bout d'un temps assez long, les cellules de Leydig reviennent à la forme cellulaire habituelle (**Fischel**). **Pfitzner**, 1897, je le rappelle, a fait très nettement, pour la conjonctive, la distinction des cellules muqueuses ordinaires et des cellules caliciformes (*Becherzellen*). La dénomination de cellules caliciformes ne convient d'après lui qu'aux cellules muqueuses de la muqueuse respiratoire et de l'intestin, en général à des cellules muqueuses demeurées superficielles appartenant à des épithéliums simples; quand ces cellules muqueuses calciformes se trouvent dans un épithélium stratifié, elles y occupent toujours une situation superficielle.

L'étude de l'épithélium respiratoire a conduit **Drasch**, 1879, 1881, **Kolliker**, 1881, **Waller et Björkman** (1882) à constater entre les cellules vibratiles et les cellules muqueuses l'existence de formes de passage. **Drasch** admit que les cellules muqueuses sont des intermédiaires entre les cellules vibratiles et d'autres éléments qu'il a appelés « cellules coniques » (*Keilzellen*). **Kölliker** interpréta tout autrement et d'une manière certainement plus satisfaisante les rapports entre les éléments ciliés et les éléments muqueux. Écartant l'idée de **Drasch**, l'origine des cellules vibratiles aux dépens de cellules muqueuses, il incline à penser que ce sont les cellules vibratiles qui, après la perte de leurs cils, deviennent des cellules muqueuses. Il n'y a pas de doute pour lui en tout cas que les deux sortes de cellules dérivent de la différenciation de cellules intermédiaires dans deux directions divergentes. **Waller et Björkman** ont fait sur l'épithélium de la trachée l'intéressante observation que les cellules muqueuses portent souvent un liseré de poils analogues à des cils vibratiles : observation avec laquelle une partie des miennes coïncident.

Studnicka, 1899, 1900, et **Fuchs**, 1904, ont reconnu dans l'épendyme des cellules épithéliales de deux sortes : les unes sont les cellules ciliées bien connues; les autres sont des éléments nus, certainement glandulaires; ceux-ci, d'après **Fuchs**, deviennent des cellules ciliées après un certain temps d'activité sécrétoire.

On voit par le compte rendu bibliographique qui précède, qu'un grand nombre d'auteurs, étudiant des épithéliums mixtes d'organes très variés, ont conclu à l'existence de rapports génétiques entre les éléments glandulaires et les éléments ciliés. Les observations cytologiques qui autorisent ces conclusions ont souvent manqué de précision et de détails. Les auteurs mêmes qui, comme **Gurwitsch**, et **Heidenhain**, ont étudié sur l'objet certainement le plus favorable, sur l'épithélium pharyngien œsophagien et stomacal des Batraciens, la question des relations génétiques entre les éléments ciliés et les cellules muqueuses, ne sont pas arrivés à des conclusions définitivement acceptables. J'ai indiqué, dans le cours de la description, les résultats auxquels j'étais arrivé dans cette voie. Ces résultats sont partiels, et je n'ai pu me prononcer en toute sécurité sur la signification des formes intermédiaires observées que pour un petit nombre seulement de ces dernières. Malgré mes efforts, je n'ai pu me faire une idée d'ensemble du mouvement général de la différenciation dans l'épithélium mixte du pharyngo-œsophage du Triton.

Cellules recouvrantes. — La place de ces éléments parmi les cellules épithéliales à différenciation superficielle a été bien déterminée par **Studnička**, 1899, dont **Joseph**, 1903, a adopté les vues, et à la manière de voir duquel je me range également.

La classification épithéliale de **Studnička** mérite d'être reproduite. Cet auteur distingue en outre de la bordure ciliée : la bordure de bâtonnets, *Stäbchensaum*, la plaque recouvrante *Deckplatte*, et la cuticule vraie (*echte Cuticula*). La bordure de bâtonnets se trouve chez les Vertébrés dans le canal intestinal et dans le rein. La plaque recouvrante caractérise les cellules de l'épiderme des Vertébrés inférieurs. La véritable cuticule appartient aux cellules de la toile choroïdienne des Vertébrés inférieurs, aux cellules épider-

miques de l'Amphioxus, et aux cellules épidermiques des Invertébrés.

Il ne sera question ici que des cellules munies d'une plaque recouvrante[1].

La plaque recouvrante est formée, d'après **Studnička**, de lamelles verticales, limitant des vacuoles vides ou remplies d'un produit de sécrétion peu abondant; les bords supérieurs des lamelles se colorent fortement et donnent l'impression, vues de profil, d'une série de granules. Les cadres cellulaires se trouvent au niveau du bord supérieur de la plaque; celle-ci appartient donc à l'exoplasme cellulaire, dont elle est vraisemblablement une modification.

Joseph a distingué, comme **Studnička**, les plaques recouvrantes des bordures de cils et de bâtonnets. Il relève divers caractères différentiels. Les cadres cellulaires d'abord sont situés au niveau supérieur des plaques recouvrantes. La plus grande partie de la plaque est donc située au-dessous du plan de la bordure ciliée et même des corpuscules basaux de celle-ci. La plaque a une structure alvéolaire; elle est formée de lamelles verticales, ce qui n'a pas empêché **Gurwitsch** de faire naître des cils de ces lamelles. Elle n'est pas davantage un reste d'une bordure ciliée très modifiée. La cellule avec plaque recouvrante ne naît pas d'une cellule ciliée, mais c'est plutôt celle-ci qui provient de l'autre, non pas cependant par le processus indiqué par **Gurwitsch**; ce processus est une impossibilité.

Comme les cils sont, d'après **Gurwitsch**, découpés dans la plaque recouvrante, comme d'autre part les cadres cellulaires répondent au bord même de cette plaque, il faudrait admettre qu'entre les cellules ciliées issues des cellules à plaque recouvrante les cadres seraient situés à la hauteur de l'extrémité libre des cils, tandis qu'ils sont situés, on le sait, au niveau des corpuscules basaux. Cette objection me paraît très forte. **Joseph** décrit en outre à la cellule recouvrante un diplosome (centrosome) muni d'un filament externe (*Aüssenfaden*) et d'un filament interne (*Innenfaden*). Un caractère sur lequel **Joseph** n'insiste pas et que ses dessins montrent cependant bien, c'est la mucification de la plaque recouvrante, colorée en jaune dans ses figures tout comme le mucus des cellules caliciformes (fig. 34-37, 39-41); il ne paraît pas avoir remarqué la nature muqueuse de la plaque recouvrante.

Les relations génétiques des cellules recouvrantes sont difficiles à déter-

1. Quant à la bordure en brosse ou bordure de bâtonnets, **Studnička** l'homologue avec raison à la bordure vibratile, parce que les cadres cellulaires qui limitent les cellules épithéliales sont situés au niveau des extrémités profondes des bâtonnets ou des cils, autrement dit des corpuscules basaux, c'est-à-dire entre les bords supérieurs des cellules. Dans le cas d'une cuticule vraie, ces cadres siègent au-dessous de la cuticule et marquent les bords supérieurs de la cellule protoplasmatique proprement dite.

Joseph accepte en partie les conclusions de **Studnička**; il croit à l'homologie des cils et des brosses telles que celles des cellules épithéliales rénales; mais il se refuse à leur homologuer le plateau strié des cellules intestinales. Celui-ci n'a, selon lui, rien à faire avec une bordure vibratile; c'est une cuticule vraie ou bien une formation propre à l'intestin. Il diffère de la bordure vibratile par l'absence totale de corpuscules basaux. Je ne puis partager cette opinion de **Joseph**; car il n'est pas difficile de mettre en évidence, comme je l'ai fait moi-même, 1899, la rangée de corpuscules basaux au-dessous du plateau strié des cellules intestinales.

miner. Comme ces cellules sont mélangées à des éléments ciliés et à des éléments muqueux, le problème de leur origine et de leur destinée comporte deux solutions : ou bien elles proviennent des cellules ciliées et sont en voie de transformation muqueuse; ou lien elles dérivent de cellules muqueuses vidées de leur contenu et évoluent vers la forme ciliée. Enfin on peut supposer qu'elles n'ont aucun lien d'origine avec les autres cellules épithéliales, et sont des éléments *sui generis*.

La première alternative a été soutenue par **Pfitzner**, 1880, pour les cellules recouvrantes de l'épiderme qu'il fait dériver de cellules vibratiles de la larve de Salamandre. Au contraire, **Gurwitsch**, 1900, considère les cellules recouvrantes comme une forme embryonnaire des cellules ciliées; il les distingue soigneusement (1901), des cellules muqueuses avec lesquelles elles n'ont d'après lui aucune relation d'origine. **Heidenhain**, 1900, a laissé entendre que cette relation lui paraissait vraisemblable, et que les cellules décrites par **Gurwitsch** comme formes jeunes de cellules vibratiles pourraient bien être de jeunes cellules muqueuses. Quant à **Studnicka**, 1899, et à **Joseph**, 1903, ils font, pour les raisons indiquées plus haut, une place à part aux cellules recouvrantes. **Joseph** dit seulement, sans appuyer sa supposition, que la cellule recouvrante, au lieu de naître d'une cellule ciliée, pourrait plutôt donner naissance à cette dernière; il critique d'ailleurs les observations produites par **Gurwitsch** à l'appui de la transformation ciliée de la cellule recouvrante. **Joseph** ne soupçonne du reste entre les cellules recouvrantes et les cellules muqueuses aucun rapport d'origine.

Je ne suis pas mieux fixé que les auteurs précités sur les liens génétiques qui peuvent exister entre les cellules recouvrantes et les autres espèces de cellules. Il m'est impossible de décider si elles sont des cellules muqueuses en train de devenir cellules ciliées, ou si elles représentent des cellules ciliées au début de la transformation muqueuse, ou si enfin ce sont des éléments indépendants. Pour les cellules recouvrantes, comme pour la plupart des éléments intermédiaires entre deux espèces cellulaires, il est difficile d'assigner à chaque détail observé une signification précise, de dire si une certaine formation qu'on y observe est due à une différenciation progressive ou n'est que le reste d'une transformation régressive encore incomplète. Ainsi la substance muqueuse de la plaque recouvrante est-elle le début de la formation de la masse muqueuse qui remplira une cellule caliciforme typique, ou bien n'est-elle que le résidu de cette masse muqueuse elle-même? Ainsi encore la ligne continue ou granulaire qui limite la surface de la plaque recouvrante doit-elle être considérée comme la première apparition de la rangée des corpuscules basaux ou bien comme le vestige de cette rangée corpusculaire? Il est impossible de se prononcer, et je ne m'attarderai pas à discuter les raisons qui militent en faveur de l'une ou de l'autre interprétation.

J'incline à admettre cependant que les cellules recouvrantes sont l'un des termes de l'évolution des cellules ciliées, tout comme les cellules caliciformes de l'œsophage, comme les cellulles muqueuses de l'estomac. Les cellules ciliées, représentant la forme cellulaire fondamentale et initiale, subissent une évolution (ou involution?) muqueuse, qui les transforme en éléments toujours muqueux, mais d'aspect bien différent suivant les

régions : cellules recouvrantes dans le pharynx, cellules caliciformes dans l'œsophage, cellules muqueuses stomacales enfin. Pour pouvoir affirmer que telle est bien la signification des cellules recouvrantes, il eût fallu avoir sous les yeux des stades intermédiaires qui m'ont manqué, observer la chute des cils, la dégradation de la rangée des corpuscules basaux. En l'absence de ces renseignements, je dois me contenter d'une hypothèse et ne puis risquer une affirmation.

Résumé et conclusions principales.

1° L'épithélium qui tapisse le pharynx, l'œsophage et l'estomac du Triton est un épithélium mixte. Dans l'œsophage il présente deux sortes de cellules, les unes ciliées, les autres muqueuses caliciformes (fig. 4 et 5). Dans le pharynx il s'ajoute à ces deux sortes de cellules une troisième espèce, les cellules recouvrantes (fig. 30 et 33). Dans l'estomac, parmi les cellules muqueuses stomacales sont disséminés quelques rares éléments ciliés.

2° Les cellules ciliées offrent, dans la zone de cytoplasma sous-jacente à la bordure vibratile, un amas de vermicules ou de granules électivement colorable (trophosponge?), qui joue vraisemblablement le rôle d'un ergastoplasma (fig. 4).

3° Les cellules muqueuses caliciformes peuvent présenter, dans la masse de mucus qui remplit le calice, un diplosome (centrosome?) duquel partent deux filaments externe et interne (fig. 1, 3, 9, 31). Mais cette disposition n'est pas constante. Ce qui est constant, c'est que le calice muqueux soit traversé par un réseau de filaments plasmiques colorables avec élection, se rattachant au cytoplasma (fig. 1, 17, 22). Celui-ci a une constition grenue et fibrillaire très nette (fig. 1, 2, 4, 5); les fibrilles sont sans doute de nature ergastoplasmique. La formation du mucus n'est pas limitée au calice, mais s'étend dans le reste du corps cellulaire qui est souvent rempli de boules muqueuses en rapport avec les fibrilles cytoplasmiques (fig. 4, 5, 12). Le noyau peut subir une transformation muqueuse plus ou moins complète (fig. 3, 6).

4° Les formes intermédiaires entre les cellules ciliées et les cellules muqueuses sont nombreuses et variées.

On observe fréquemment des cellules ciliées dans lesquelles

débute la formation du mucus, sous l'aspect de petites gouttelettes en rapport avec l'amas vermiculaire ergastoplasmique de la zone superficielle de la cellule (fig. 7, 8). D'autres fois le dépôt muqueux se fait d'une façon diffuse. Ailleurs, il apparaît dans la partie profonde du corps cellulaire sous la forme de boules (fig. 9). Il n'y a pas d'indice certain que le noyau participe d'une façon directe, par expulsion de corps figurés, à la sécrétion du mucus (fig. 2, 9).

La bordure vibratile des cellules ciliées, où du mucus est déjà déposé, s'atrophie et disparaît. Les cils tombent d'abord, après s'être imbibés de mucus ou transformés en substance muqueuse. Puis c'est le tour des corpuscules basaux, qui diminuent de grosseur pour disparaître ensuite. L'atrophie de la bordure vibratile est manifestement en rapport avec la présence du mucus; car elle peut être partielle et n'avoir lieu que vis-à-vis le bouchon muqueux déjà formé (fig. 7 *a*, 18 *b*, 22 *a*).

Bien d'autres formes intermédiaires se rencontrent encore, avec une grande variété. Des plateaux striés recouvrent fréquemment la surface d'éléments tantôt dépourvus de mucus, tantôt renfermant un bouchon muqueux (fig. 14-21).

Les cellules de l'estomac peuvent offrir des particularités intéressantes. Chez un individu de *Triton alpestris* elles présentaient toutes à leur surface un plateau muqueux parcouru par des filaments plasmatiques simples ou ramifiés en un arbuste qui se relient du reste à la trame cytoplasmique générale (fig. 23-29). Des images semblables ont été déjà vues par **Heidenhain**, qui considère ces cellules comme des éléments en voie de mucification. Il me paraît plutôt que ce sont là des éléments muqueux ayant au moins une tendance à se transformer en cellules analogues à des cellules ciliées. Il semble en effet que le plateau muqueux peut devenir, après disparition du mucus, une bordure ciliée imparfaite dont les filaments plasmatiques constitueraient les cils et les corpuscules basaux (fig. 27).

Les « cellules recouvrantes » du pharynx sont des éléments spéciaux, caractérisés par l'existence de la « plaque recouvrante » (fig. 30-33). Celle-ci est un plateau muqueux, strié verticalement, situé comme **Studnička** l'a bien vu, dans l'ecto-

plasma cellulaire, au-dessous du niveau horizontal des « cadres cellulaires ». Par là la plaque recouvrante se distingue de tous les autres plateaux striés. Les cellules recouvrantes sont peut-être l'un des termes, propre au pharynx, de l'évolution des cellules ciliées.

5° Les formes intermédiaires si variées, menant des cellules ciliées aux cellules muqueuses et réciproquement, que l'étude du pharynx, de l'œsophage et de l'estomac permet de constater chez un Triton, attestent l'existence de rapports génétiques étroits entre ces deux sortes cellulaires. Il est malheureusement impossible d'assigner à ces formes intermédiaires la place exacte qui leur revient dans l'évolution cellulaire. D'ailleurs aucun phénomène n'est constant, et les transformations semblent pouvoir se faire selon divers processus. Ces transformations doivent cependant toutes appartenir à deux séries seulement, l'une allant des cellules ciliées aux cellules muqueuses (série mucipète), l'autre des cellules muqueuses aux cellules ciliées (série cilipète). Les divisions cellulaires étant très rares dans ces épithéliums, il doit se faire un va-et-vient incessant entre les deux espèces cellulaires. Mais s'il est assez facile d'établir les termes d'une série représentés par des cadavres cellulaires d'aspect différent, il ne l'est plus de donner un sens à cette série, d'indiquer quel en est le point de départ et quel est le point terminus. Le chercheur est de plus désorienté par l'existence certaine de variations individuelles, qui ne sont peut-être que des variations fonctionnelles. L'étude cytologique des états fonctionnels par lesquels passe un épithélium tel que celui de l'œsophage et de l'estomac du Triton, à l'état de jeûne et aux phases successives de la digestion, est à entreprendre, avec toute la précision et la méthode que cette étude exige.

Index bibliographique.

1901. Aigner. — Ueber das Epithel im Nebenhoden einiger Saügetiere und seine sekretorische Thätigkeit. *Sitz. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien.*, Bd CIX.

1878. Beermann. — Ueber die Zusammensetzung der Glandula submaxillaris aus verschiedenen Drüsenformen, etc., Würzburg.

1902. Béguin. — Contribution à l'étude histologique du tube digestif des Reptiles. *Revue suisse de zoologie*, t. X.
1900. Benda. — Ueber neue Darstellungsmethoden der Centralkörperchen und die Verwandtschaft der Basalkörperchen. *Verhandl. der physiolog. Ges. zu Berlin*, n° 1-2.
1900. Bouin et Limon. — Fonction sécrétoire de l'épithélium tubaire chez le Cobaye. *Comp. rend. Soc. Biologie*, t. LII.
1879. Drasch. — Die physiologische Regeneration des Flimmerepithels der Froschen. *Sitz. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien*, Bd LXXX.
1881. Drasch. — Zur Frage der Regeneration des Tracheal-Epithels mit Rücksicht auf die Karyokinese und die Bedeutung der Becherzellen. *Sitz. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien.*
1898. Duboscq. — Recherches sur les Chilopodes. *Arch. de zool. expér.*, t. VI.
1873. V. Ebner. — Die acinösen Drüsen der Lunge, etc. Graz, 1873.
1900. Ellermann. — Ueber die Schleimsecretion im Eileiter der Amphibien. *Anat. Anzeiger*, Bd XVIII.
1900. Fischel. — Zur Histologie der Urodelencornea und des Flimmerepithels. *Anat. Hefte*, Bd XV.
1902. Fuchs. — Ueber das Epithel im Nebenhoden der Maus. *Anat. Hefte*, Bd XIX, H. 2.
1902. Fuchs. — Ueber das Ependym. *Verhandl. d. Anat. Gesellsch.*
1904. Fuchs. — Ueber Beobachtungen an Sekret-und Flimmerzellen. *Anat. Hefte*, Bd XXV, H. 3.
1895. Galeotti. — Ueber die Granulationen der Zellen. *Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys.*, Bd XII.
1897. Galeotti. — Beitrag zur Kenntniss der Secretionserscheinungen in den Epithelzellen der Schilddrüse. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd XLVIII.
1901. Galeotti. — Sull'importanza del nucleo cellulare nei processi di secrezione. *Monit. zool. ital.*, t. XII.
1899. Garnier. — De quelques détails cytologiques concernant les éléments séreux des glandes salivaires du Rat. *Bibl. anatomique*, t. VII.
1900. Garnier. — Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. *Journ. de l'anat. et de la Phys.*, t. XXXVI.
1900. Gurwitsch. — Zur Entwickelung der Flimmerzellen. *Anat. Anzeiger*, Bd XVII.
1901 *a*. Gurwitsch. — Der Haarbüschel der Epithelzellen im Vas epididymis des Menschen. *Arch. f. mik. Anat.* Bd LIX.
1901 *b*. Gurwitsch. — Studien über Flimmerzellen, t. I, Histogenese der Flimmerzellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LVII.
1901 *c*. Gurwitsch. — Die Vorstufen der Flimmerzellen und ihre Beziehungen zu Schleimzellen. *Anat. Anzeiger*, Bd XIX.
1897. Hammar. — Ueber Secretionserscheinungen im Nebenhoden des Hundes. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, suppl. Bd.
1892. Heidenhain. — Ueber Kern und Protoplasma. *Festschrift für Kölliker*, 1892.
1893. Heidenhain. — Neue Untersuchungen über die Zentralkörper, etc. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLIII.
1897. Heidenhain und Cohn. — Ueber die Mikrozentren in den Geweben des Vogelembryos, etc. *Morph. Arbeiten*, Bd VII.
1899. Heidenhain. — Ueber eine eigenthümliche Art protoplasmaticher Knospung an Epithelzellen, etc. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LV.
1900. Heidenhain. — Ueber die erste Entstehung der Schleimpfröpfe beim Oberflächenepithel des Magens. *Anat. Anzeiger*, Bd XVIII.
1896. Henneguy. — *Leçons sur la cellule*, Paris, Carré et Naud.
1900. Henry. — Étude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les Vertébrés supérieurs. Thèse de Nancy et *Arch. d'anat. microsc.*, t. III.
1904. Henschen (Folke). — Zur Kenntnis der blasenförmigen Sekretion. *Anat. Hefte*, Bd XXVI.
1888. Hermann. — Ueber regressiven Metamorphosen des Zellkernes. *Anat. Anzeiger*, Bd III.

1904. Holmgren. — Beiträge zur Morphologie der Zelle. II. Verschiedene Zellarten. *Anat. Hefte*, Bd XXV.

1904. Jeleniewski. — Zur Morphologie und Physiologie des Epithels des Nebenhodens. *Anat. Anzeiger*, Bd. XXIV.

1903. Joseph. — Beiträge zur Flimmerzellen und Centrosomenfrage. *Arbeiten zool. Inst. Wien*, Bd XIV.

1878. Klein. — Observations on the structure of cells and nuclei. *Quart. Journ. of micr. Sc.*, vol. XVIII.

1881. Kölliker. — Zur Kenntniss des Baues der Lungen des Menschen. *Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg*, N. F. Bd XVI.

1895. R. Krause. — Zur Histologie der Speicheldrüsen. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd XLV.

1899. Laguesse. — Corpuscules paranucléaires (parasomes), filaments basaux et zymogène, etc. *Cinquantenaire de la Soc. de Biologie.*

1900. Laguesse. — Sur les paranucléi et le mécanisme probable de l'élaboration dans la cellule pancréatique de la Salamandre. *XIII*[e] *Congrès internat. de médecine*, Paris.

1903. L. Launoy. — Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion (Cellules à venin. — Cellules à enzyme). *Thèse de doct. sc.*, Paris.

1891. Lebrun. — Recherches sur l'appareil génital femelle de quelques Batraciens indigènes. *La Cellule*, t. VII.

1900. Léger et Duboscq. — Notes biologiques sur les Grillons. IV. Sécrétion intestinale. *Arch. de zool. expér.*, série 3, t. VII, *Notes et Revue*, n° 4.

1902. Léger et Duboscq. — Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. *Arch. de Parasitologie*, t. VI.

1886. List. — Ueber Becherzellen und Leydigs'chen Zellen (Schleimzellen). *Arch. für mikr. Anat.*, Bd XXVI.

1887. Lukjanow. — Beiträge zur Morphologie der Zelle. *Arch. f. Anat. und Phys. Phys. Abth.*, suppl. Bd.

1888. Lukjanow. — Ueber eine eigenthümliche Kolbenform des Kernkörperchens, *Arch. für mikr. Anat.*, Bd XXXII.

1895. Lukjanow. — *Éléments de pathologie cellulaire générale* (Traduction de Fabre-Domergue et Pettit). Paris, Carré.

1901. Maximow. — Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd LVIII.

1897. S. Mayer. — Zur Lehre vom Flimmerepithel insbesondere bei Amphibienlarven. *Anat. Anzeiger*, Bd. XIV.

1890. Melissinos et Nicolaides. — Untersuchungen uber einige intra und extranucleäre Gebilde im Pankreas der Saügethiere etc. *Arch. f. Anat. u. Phys.*, *Phys. Abth.*

1899. Möller. — Anatomische Beiträge zur Frage von der Secretion und Resorption in der Darmschleimhaut. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd LXVI.

1895. Mouret. — Contribution à l'étude des cellules glandulaires. *Journ. d'Anat. et de Phys.*, t. XXXI.

1893. Nicoglu. — Ueber die Hautdrüsen der Amphibien. *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Bd LVI.

1890. Nicolas. — Le noyau cellulaire dans la glande mucipare du Péripate. *Rev. biolog. du nord de la France*, t. III.

1891. Nicolas. Note préliminaire sur la constitution de l'épithélium des trompes utérines. *Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys.*, Bd VII.

1891. Nicolas. — Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle. *Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys.*, Bd VIII.

1883. Ogata. — Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Sekretion. *Arch. für. Anat. und Phys.*, *Phys. Abth.*

1898. Pantel. — Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. *La Cellule*, t. XV.

1879. Pfitzner. — Die Leydig'schen Schleimzellen in der Epidermis der Larve von Salamandra maculosa. *Inaug. Diss. Kiel.*

1880. Pfitzner. — Die Epidermis der Amphibien. *Morphol. Jahrbuch*, Bd VI.
1896. Pfitzner. — Das Epithel der Conjonctiva. *Zeitschr. f. Biologie*, Bd XXXIV.
1900. Phisalix (Mme). — Travail sécrétoire du noyau dans les glandes granuleuses de la Salamandre terrestre. *Comp. rend. Soc. Biologie.*
1900. Phisalix (Mme). — Recherches embryologiques, histologiques et physiologiques sur les glandes à venin de la Salamandre terrestre. Thèse de Paris.
1898. Pizon. — Contribution à l'étude du rôle du nucléole. *Comp. rendus Acad. Sciences*, vol. CXXVII.
1900. Polljakow. — Biologie der Zelle. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd LVI.
1899. Prenant. — Cellules vibratiles et cellules à plateau. *Bibliogr. anatomique*, t. VII.
1900. Prenant. — Notes cytologiques. Contribution à l'étude des cellules ciliées, etc. Cellules visuelles des Hirudinées. *Comp. rend. de la Soc. de Biologie* et *Arch. d'anat. microscopique*, t. III.
1886. Ranvier. — Le mécanisme de la sécrétion. *Journ. de micrographie*, n° 12.
1894. Rawitz. — *Grundriss der Histologie.* Berlin.
1880. Von Regeczy. — Ueber die Epithelzellen des Magens. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XVIII.
1903. Saint-Hilaire. — Ueber den Bau des Darmepithels bei Amphiuma. *Anat. Anzeiger*, Bd XXII.
1892. J. Schaffer. — Ueber Drüsen im Epithel der Vasa efferentia testis beim Menschen. *Anat. Anzeiger*, Bd VII.
1884. Schiefferdecker. — Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd XXIII.
1898. Schoenichen. — Der Darmkanal der Onisciden und Aselliden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd LXV.
1901. Schumacher. — Zur Biologie des Flimmerepithels. *Sitz. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien*, Bd CX.
1888. Steinhaus. — Métamorphose et gemmation indirecte des noyaux. *Arch. de physiol. norm. et pathol.*, 2e sér., II.
1887. Stöhr. — Ueber Schleimdrüsen. *Festschrift für Kölliker.*
1899. Studnicka. — Ueber das Ependym des Centralnervensystems der Wirbeltiere. *Sitz. d. Kön. böhm. Ges. d. Wiss.*
1900. Studnička. — Untersuchungen über den Bau des Ependyms der nervösen Centralorgane. *Anat. Hefte*, Bd XV, H. 48.
1899. Studnicka. — Ueber Flimmer- und Cuticularzellen, etc. *Sitz. d. Königl. böhm. Gesellschaft der Wiss. Prag.*
1895. Trambusti. — Contributo allo studio della fisiologia della cellula. *Lo Sperimentale*, vol. XLIX.
1893. Ver Eecke. — Modifications de la cellule pancréatique pendant l'activité sécrétoire. *Arch. de biologie*, t. XIII.
1900. Vigier. — Le nucléole, Morphologie, Physiologie. Thèse de Paris.
1901. Vigier. — Sur l'origine des parasomes ou pyrénosomes dans les cellules de la glande digestive de l'Écrevisse. *Comp. rend. Acad. Sciences.*
1901. Vigier. — Les pyrénosomes (parasomes) dans les cellules de la glande digestive de l'Écrevisse. *Comp. rend. Assoc. Anatomistes.*
1901. Vignon. — Recherches de cytologie générale sur les épithéliums. *Arch. de zool. génér.*, 3e sér., t. IX.
1882. Waller und Björkman. — Studien über den Bau der Trachealschleimhaut. *Biol. Unters.*, II.
1898. K. W. Zimmermann. — Beiträge zur Kenntniss einiger Drüsen, etc. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd LII.

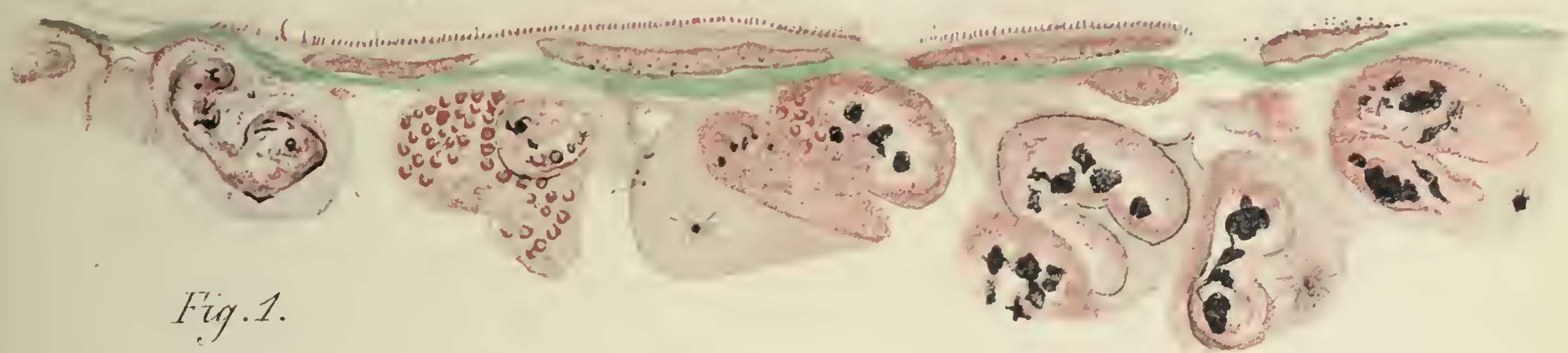


Fig. 1.

1. A.

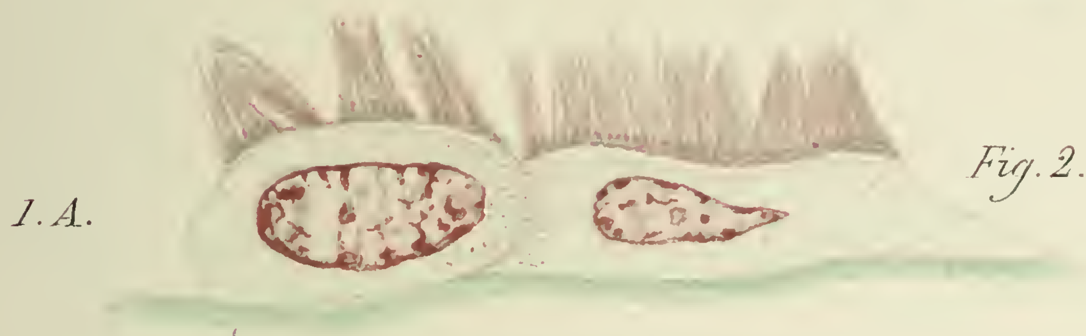
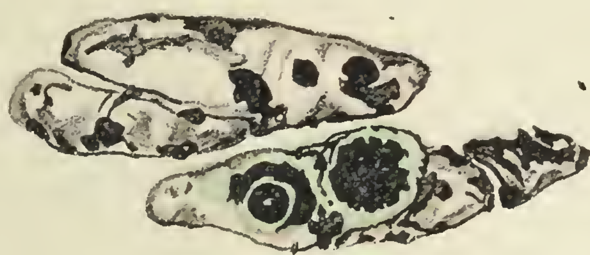


Fig. 2.

Fig. 6.



I. B.

Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5

A. P. del. Imp. L. Lafontaine, Paris. O. Cassas, lith.
Masson et Cie, éditeurs.



Fig. 7.

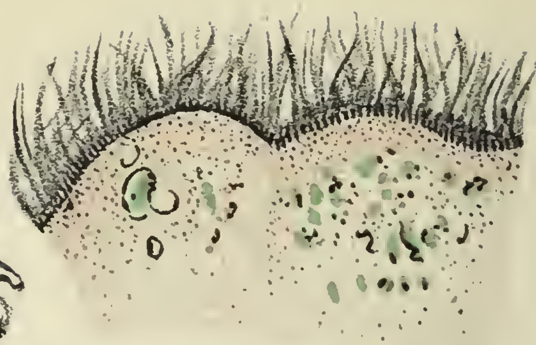


Fig. 8.

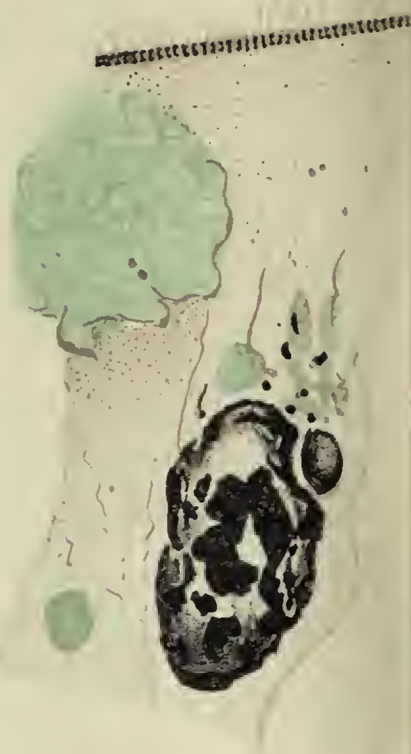


Fig. 9.



Fig. 10



Fig. 11



Fig. 12

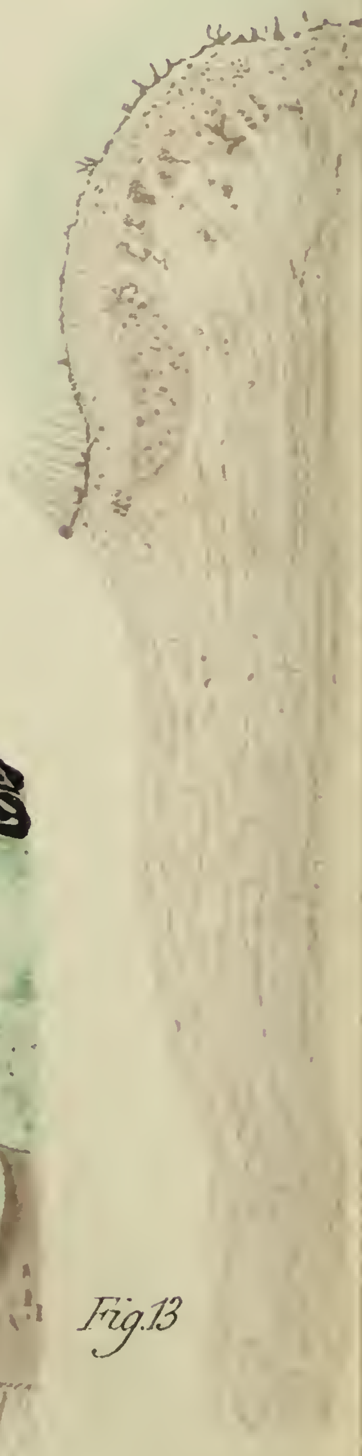
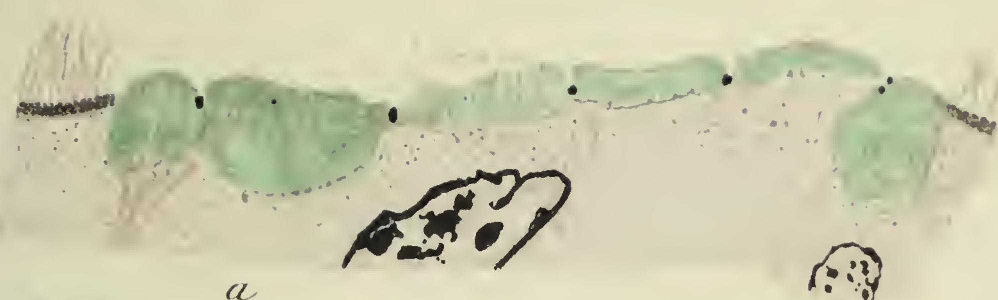


Fig. 13

A.P. del.

Imp

Masso



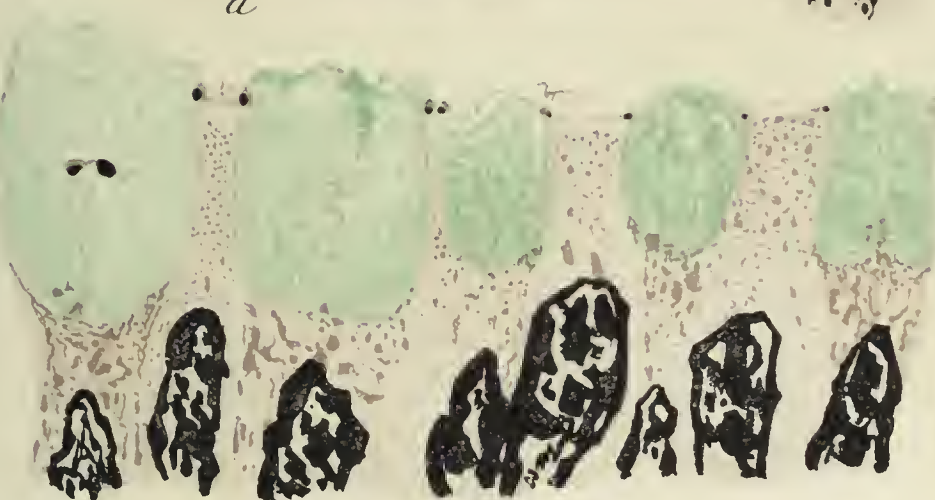


Fig.16.











3





e.
urs.

o. Cassas, lith.


Fig. 24


Fig. 25.


Fig. 26.

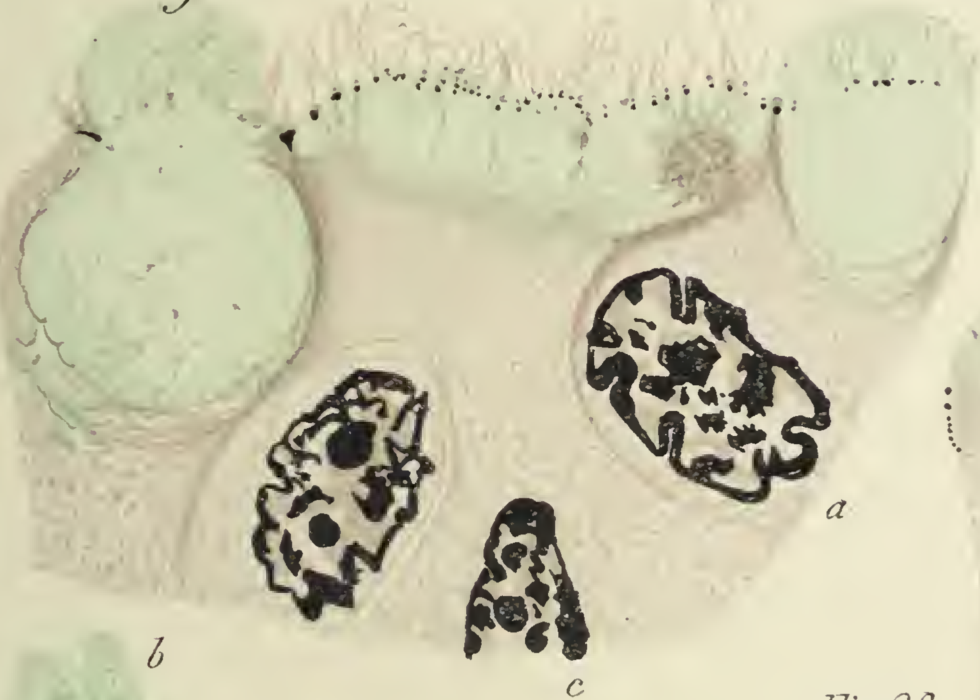


Fig. 27.

Fig. 28

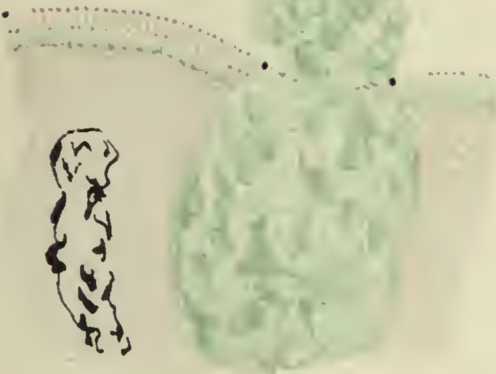


Fig. 29

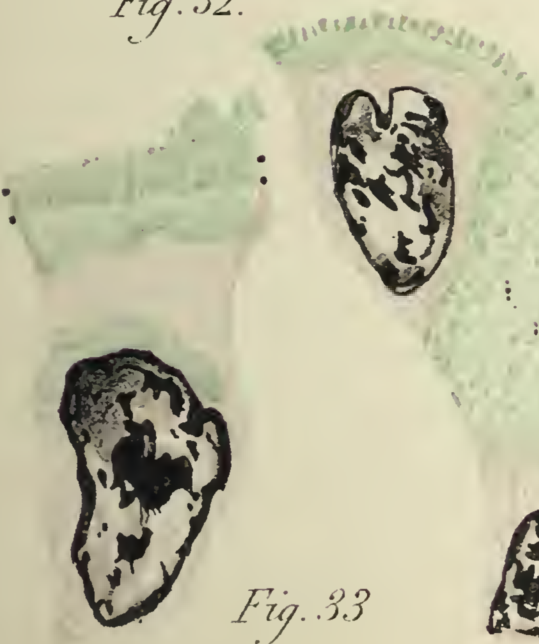
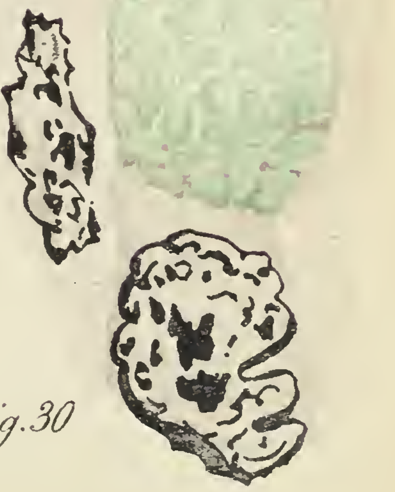

Fig. 32.

Fig. 33


Fig. 31.


Fig. 30

A. P. del. Imp. L. Lafontaine. Cassas, lith.
Masson et Cie., éditeurs



Fig. 1.



Fig. 3.

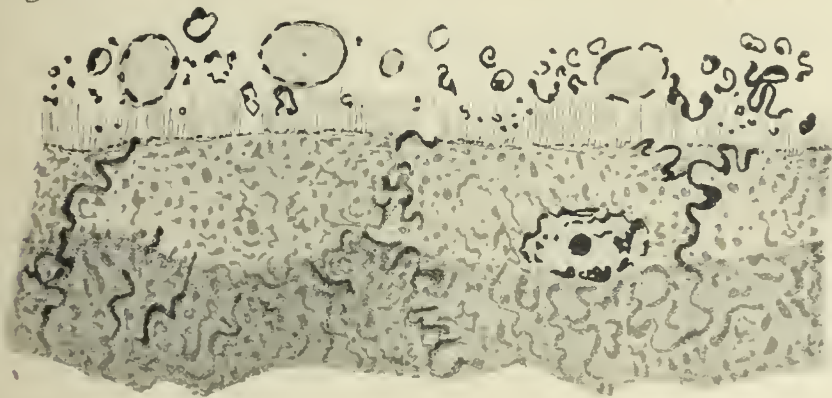


Fig. 4.



Fig. 2. a b



Fig. 5.

A. P. del.
Imp. L. Lafontaine, Paris
Masson et Cie, éditeurs.
Cassas, lith.

Explication des planches XVI, XVII et XVIII.

Toutes les figures ont été dessinées d'après des préparations faites avec les procédés suivants : fixation par le liq. de Bouin (formol picro-acétique); triple coloration par l'hématoxyline ferrique, l'éosine et le vert-lumière. Tous les dessins sont exécutés au grossissement de 1000 diam. (oc. compens. Zeiss n° 8, objectif apochr. à immersion 2 mm., 1,30). Toutes les préparations dessinées dans ces planches proviennent de l'espèce *Triton alpestris* Laur.

Planche XVI.

Fig. 1. — Œsophage. Cellule muqueuse caliciforme. Diplosome et filaments plasmiques qui en dépendent. Fibrillation du corps cellulaire.

Fig. 2. — Même objet. Diplosome; filaments externe et interne. Boules muqueuses et d'autre nature dans la partie sous-nucléaire du corps cellulaire. Fibrillation du cytoplasma.

Fig. 3. — Même objet. Diplosome, filament interne. Transformation muqueuse (dégénération?) du noyau; boules muqueuses et d'autre nature dans le champ nucléaire.

Fig. 4. — Même objet. Cellule muqueuse caliciforme à double masse muqueuse; les deux bouchons muqueux sont séparés par une cloison axiale plasmique. Au-dessous du calice et au-dessus du noyau, boules muqueuses dans le cytoplasma entre les fibrilles plasmiques. A la surface du calice, débris des cils et des corpuscules basaux. En outre, deux cellules ciliées, l'une avec amas vermiculaire (ergastoplasmique?).

Fig. 5. — Même objet. Deux cellules muqueuses caliciformes avec un seul calice incomplètement divisé par une cloison plasmique axiale. Entre le calice et le noyau, boules muqueuses plus ou moins serrées verticalement, comprises entre des fibrilles plasmiques. En outre deux cellules vibratiles.

Fig. 6. — Même objet. Enclaves muqueuses daus un noyau de cellule muqueuse.

Planche XVII.

Fig. 7. — Œsophage. Cellules *a* et *b*, cellules ciliées en voie de transformation muqueuse: début dans l'une et dans l'autre des dépôts muqueux. Ces dépôts se font entre les filaments et granules de l'amas vermiculaire, qui sont ici transformés partiellement en canalicules et en vésicules. Au point où le mucus commence à sourdre, diminution de volume des corpuscules basaux, qui de diplocoques qu'ils étaient sont réduits à de simples grains elliptiques. Dans la cellule *a*, boyaux plus clairs dans le noyau. La cellule *c* est une cellule muqueuse caliciforme; cytoplasma grenu, très sombre; à la surface de la cellule, double ligne noire horizontale avec quelques tractus verticaux (reste des corpuscules basaux?).

Fig. 8. — Même objet. Cellules ciliées avec début du dépôt muqueux, sous la forme de gouttelettes en rapport avec les grains et filaments de l'amas vermiculaire ergastoplasmique.

Fig. 9. — Même objet. A gauche, cellule muqueuse avec diplosome et filament interne. A droite, cellule ciliée; boules de mucus dans la région profonde du cytoplasma, au voisinage du noyau. Enclave noire, voisine du noyau dans une encoche duquel elle est située, et dont elle paraît être un fragment détaché. Flaques de mucus dans le noyau.

Fig. 10. — Région intermédiaire à l'œsophage et à l'estomac. A droite, une cellule ciliée. A gauche, cellule muqueuse stomacale. Celle-ci présente dans sa partie gauche un bouchon muqueux renfermant un diplosome et quelques filaments plasmiques; dans sa partie droite un plateau muqueux lobulé, divisé par des filaments plasmiques un peu arborescents, et recouvert d'une rangée irrégulière de corpuscules basaux supportant des cils bien développés (cellule muqueuse en voie de restauration ciliée?).

Fig. 11. — Œsophage. Deux cellules muqueuses; celle de droite contient plusieurs enclaves ou vésicules muqueuses, et une grosse vésicule intracellulaire, limitée par une rangée de corpuscules basaux portant des cils très développés, et renfermant quelques flocons de mucus.

Fig. 12. — Œsophage. Coupe oblique de l'épithélium, intéressant des cellules muqueuses telles que celles des figures 4 et 5 à diverses hauteurs, et montrant les rapports du mucus avec le cytoplasma, sur la coupe transversale oblique des cellules. Vers la surface, où affleurent quelques cellules ciliées, on voit la coupe du calice muqueux, coloré en vert clair et ne renfermant que quelques rares filaments plasmiques. Plus profondément, le mucus est découpé en champs polygonaux arrondis par de nombreux filaments cytoplasmiques. Dans le haut de la figure enfin, on voit la coupe de la partie du corps cellulaire immédiatement placée au-dessus du noyau; le mucus est disposé sous la forme de boules de coloration vert sombre, séparées par des tractus cytoplasmiques épais.

Fig. 13. — Région intermédiaire à l'œsophage et à l'estomac. Cellule à plateau muqueux, vaguement strié; vers la gauche de ce plateau, les stries paraissent s'être individualisées en cils. La face profonde du plateau est limitée par une ligne plasmique irrégulière, avec des ébauches d'arbuscules plasmiques, assez nettement décomposés en granules vers la droite, au-dessous des cils.

Fig. 14. — Œsophage. Cellule muqueuse à plateau strié.

Fig. 15. — Œsophage; région de passage au pharynx. Cellules muqueuses; la cellule *a* porte un plateau strié. Les bandes muqueuses s'élèvent au-dessus du niveau des cadres cellulaires, ce qui écarte l'idée de « cellules recouvrantes ».

Fig. 16. — Œsophage; région de passage au pharynx. Cellules muqueuses alternant avec des cellules à plateau strié, le plateau étant situé au-dessus du plan des cadres cellulaires.

Fig. 17. — Œsophage. Cellule muqueuse caliciforme, à plateau strié, le plateau décomposé en deux zones.

Fig. 18. — Œsophage. En *a*, cellule muqueuse. En *b*, cellule ciliée, dont la partie moyenne, envahie par un bouchon de mucus ne porte plus que deux cils atrophiés, et des corpuscules basaux très diminués de volume. Cellule muqueuse *c*. La cellule *d* est une cellule ciliée, envahie par le mucus dans sa portion moyenne, où les cils et les corpuscules basaux sont cependant bien conservés. En *e*, cellule muqueuse caliciforme, avec des vestiges de la rangée corpusculaire basale et quelques cils. En *f*, cellule muqueuse caliciforme, recouverte d'un plateau. En *g*, cellule muqueuse caliciforme, avec un reste (?) de la rangée des corpuscules basaux.

Fig. 19. — Œsophage. Cellule muqueuse caliciforme à plateau strié.

Fig. 20. — Œsophage. Cellules muqueuses avec plateau strié. Dans la cellule *a*, la masse muqueuse est irrégulièrement lobulée; le plateau strié est très irrégulier lui-même. Dans la cellule *b*, au-dessous de la ligne qui délimite la face profonde du plateau strié, se voient des rangées verticales de granules, prolongeant les stries du plateau; aux confins de la cellule et de chaque côté trois grains très chromatiques figurent la coupe du cadre cellulaire.

Fig. 21. — Œsophage. Cellule non muqueuse à plateau muqueux et strié.

Fig. 22. — Œsophage; région de passage à l'estomac. En *a*, cellule ciliée, avec bouchon muqueux, au niveau duquel les cils sont en voie de disparition et la rangée des corpuscules basaux n'est plus représentée que par une ligne fine. La cellule *b* est une cellule muqueuse, infiltrée d'un mucus amorphe et diffus, coloré en vert sale, limitée par une rangée de corpuscules basaux bien conservés et surmontée d'un volumineux bouchon muqueux. En *c*, cellule ciliée avec corpuscules basaux irréguliers et très réduits.

Fig. 23. — Estomac. Zones muqueuses presque incolores et presque vides de mucus, parcourues par des tractus plasmiques verticaux et anastomosés, çà et là ramifiés en arbuscules.

Planche XVIII.

Fig. 24. — Estomac. Zone muqueuse partagée en deux bandes superposées : la bande profonde, muqueuse et lobulée; la bande superficielle presque décolorée par la perte du mucus, traversée verticalement par des filaments plasmiques en partie arborescents.

Fig. 25. — Estomac. Trois cellules muqueuses contenant une masse muqueuse lobulée et irrégulière et un plateau muqueux, séparés l'une de l'autre par une ligne située au niveau des cadres cellulaires. La masse muqueuse est semée de filaments et de grains plasmiques; dans la cellule de gauche elle affleure jusqu'à la surface à travers le plateau interrompu, et elle présente des stries de granules alignés verticalement. Le plateau est strié de filaments plasmiques verticaux, parfois arborescents.

Fig. 26. — Estomac. Cellule à plateau muqueux, parcouru par des filaments plasmiques ramifiés, situé plus haut que le cadre cellulaire; cette cel-

lule contient une grosse vésicule intracellulaire, à paroi muqueuse et obscurément striée, séparée en deux zones concentriques par une ligne vaguement granulaire.

Fig. 27. — Estomac. En *a*, cellule muqueuse; le calice est surmonté d'un plateau muqueux, avec filaments plasmiques ramifiés qui partent d'une rangée corpusculaire très incomplète, située à la hauteur du cadre cellulaire. En *b*, cellule présentant de chaque côté quelques cils et au milieu un bouchon muqueux volumineux, qui fait saillie hors de la cellule; la partie saillante est parcourue par quelques filaments plasmiques qui paraissent naître au niveau d'une rangée corpusculaire très incomplète et très imparfaite. La cellule *c* renferme une masse muqueuse irrégulièrement lobulée, traversée par le réseau cytoplasmique et par des filaments qui émanent de celui-ci; elle porte des cils très inégaux et peu serrés, insérés sur des corpuscules basaux très irréguliers dans leur forme et leur distribution et rattachés profondément aux filaments qui traversent la masse muqueuse; ces corpuscules et ces cils paraissent s'être formés dans un plateau muqueux et plasmique tel que celui de la cellule *a*.

Fig. 28. — Estomac. Cellule à plateau muqueux, avec filaments plasmiques arbusculaires.

Fig. 29. — Estomac. Plateau muqueux, avec le système des tractus plasmiques anastomosés en réseau, décolorés et mucifiés dans la couche superficielle du plateau.

Fig. 30. — Pharynx. Cellules recouvrantes. Plateau muqueux (plaque recouvrante) limité par une ligne plasmique finement granulaire. Au milieu une cellule muqueuse, portant aussi une plaque recouvrante muqueuse. La plaque recouvrante est située au-dessous du plan des cadres cellulaires.

Fig. 31. — Pharynx. Cellules recouvrantes. Plaque recouvrante muqueuse, limitée superficiellement par une ligne continue, tendue entre les cadres cellulaires, et recouverte de petits bâtonnets muqueux. Une cellule muqueuse avec diplosome et filaments externe et interne.

Fig. 32. — Pharynx. Cellule recouvrante, renfermant une masse muqueuse juxtanucléaire et une autre sous-jacente à la plaque recouvrante. Celle-ci est séparée de la zone muqueuse plus profonde par une ligne corpusculaire irrégulière, et elle est striée verticalement de fins filaments plasmiques.

Fig. 33. — Pharynx. Deux cellules recouvrantes et une cellule muqueuse. Dans la cellule recouvrante *a*, la plaque recouvrante est partagé en deux zones, séparées par une rangée irrégulière de corpuscules; la zone superficielle est nettement décomposée en bâtonnets et elle est recouverte par une ligne régulière de granules en rapport avec les bâtonnets.

Sur la morphologie des cellules épithéliales ciliées qui recouvrent le péritoine des Amphibiens [1].

On sait depuis longtemps que les cellules qui tapissent la surface du péritoine et des autres séreuses sont garnies de cils, du moins chez certaines espèces et dans des conditions déterminées. Outre des observations déjà fort anciennes de **Mayer**, 1832 et 1836 (cité par **Neumann et Grunau**), **Valentin** (cité par **Kolossow**), de **Leydig**, 1857, de **Thiry**, 1862, de **Schweigger-Seidel et Dogiel**, 1866, de **Waldeyer**, 1870, ces cellules ciliées ont été vues et décrites par **Neumann et Grunau**, 1875, **Grunau**, 1875, **Nikolsky**, 1880, **Duval et Wyet**, 1880, **Paladino**, 1883, **Klein**, 1886, **Morau**, 1891-92, et surtout par **Kolossow**, 1893, et par **Isab. Green**, 1897.

Voici sur quelles séreuses, chez quelles espèces et dans quelles conditions les cellules ciliées ont été vues. **Valentin** a constaté l'existence de cils sur le péricarde et sur le péritoine du Triton. Les observations de **Schweigger-Seidel et Dogiel**, celles de **Neumann** et de **Grunau** ont porté sur le péritoine de la Grenouille. **Nikolsky** a examiné le péricarde et les différentes régions du péritoine chez la Grenouille. **Duval et Wyet** ont étudié aussi le péritoine de la Grenouille, et les transformations qui s'accomplissent chez la femelle lors de la ponte des œufs. **Paladino** a vu la ciliation sur les petites cellules de la plèvre et du péritoine du Cobaye. **Klein** a étudié l'endothélium péritonéal. C'est le péritoine tubo-ovarique des Mammifères qui a fourni à **Morau** le sujet des ses observations.

De toutes ces descriptions, celle de **Neumann et Grunau** mérite d'être résumée, car elle atteint une grande précision pour l'époque où elle a été faite. **Neumann** représente (fig. 1 et 2) de façon très exacte l'épithélium cilié du bord du foie chez la Grenouille. Les cellules ciliées sont proéminentes; entre les saillies qu'elles forment se trouvent les éléments non ciliés. Les noyaux

1. Une note préliminaire a déjà été publiée : **A. Prenant**, Sur la morphologie des cellules épithéliales ciliées qui recouvrent le péritoine hépatique des Amphibiens. *Réunion biologique de Nancy*, *Comptes rendus Soc. Biologie*, 10 juillet 1903.

de ceux-ci sont superficiels; ceux des cellules ciliées sont plus profondément situés, dans le protoplasma grenu de la cellule. Sur les vues de profil (coupes optiques), on ne voit pas de limites cellulaires, et on ne peut juger de la taille des cellules que par l'écartement des noyaux, qui est plus grand pour les cellules non ciliées que pour les autres. Sur des préparations au nitrate d'argent vues de face, l'opposition est très nette entre les deux sortes d'éléments; les cellules ciliées, de six à huit fois moins larges que les éléments nus, sont polygonales, enclavées entre les cellules non ciliées et situées sur le même niveau qu'elles. **Neumann** a constaté le mouvement vibratile des cils.

Kolossow a examiné le péritoine d'un grand nombre de Vertébrés mâles et femelles; il a trouvé des cils chez les Mammifères, chez des enfants; l'épithélium germinatif même est cilié. Il n'en a pas vu de traces chez les Oiseaux, Reptiles, Batraciens, Poissons, sauf chez l'Axolotl dont le péritoine porte des cils très courts, dépassant à peine la surface. Les cils des Mammifères ne sont donc pas un reste phylogénétique des cils des Vertébrés inférieurs; ce ne sont d'ailleurs pas des cils rudimentaires, bien que leur vibratilité n'ait pas été observée. Le péritoine des femelles d'Amphibiens, au moment de la maturité sexuelle et de la ponte, porte des cils très développés, qui manquent chez le mâle; leur production est sans doute due à l'irritation mécanique produite par les œufs accumulés dans la cavité abdominale. **Nikolsky** avait auparavant soutenu que le péritoine des Amphibiens est cilié, non seulement chez la femelle mais aussi chez le mâle.

Isab. Green a étudié chez plusieurs Amphibiens américains (*Necturus*, *Desmognathus*, *Diemyctylus*) la distribution et les caractères des cellules ciliées dans le péritoine de la femelle adulte [1].

L'origine des cellules ciliées a été diversement expliquée. Certains auteurs (**Schweigger-Seidel**, **Grunau**) ont prétendu que les éléments ciliés du péritoine de la femelle étaient dus à

1. Je n'ai pu me procurer son mémoire, qui est sans doute fort important, et dont le *Jahresbericht f. Anat. et Phys.* ne donne malheureusement pas d'analyse.

une prolifération des cellules vibratiles de l'oviducte. **Neumann et Grunau** émirent l'idée qu'elles se formaient sur place, par division des grandes cellules plates du péritoine. C'est cette opinion qui a justement prévalu, et qui a été adoptée par **Kolossow**. Cet auteur dit que chez la Grenouille femelle, à l'époque de la maturité sexuelle, les cellules ciliées se forment aux dépens des cellules plates ordinaires ; les cils se montrent soit d'emblée sur toute la surface cellulaire, soit sur une partie seulement de cette surface, pour s'étendre ensuite sur le reste de la cellule ; ce qui explique qu'on les trouve d'inégale longueur. Les petites cellules protoplasmatiques de l'épithélium péritonéal peuvent aussi présenter des cils. **Nikolsky** avait d'ailleurs considéré les cellules ciliées du péritoine comme des éléments jeunes, servant ainsi que les cellules nues à la rénovation des grandes plaques endothéliales, et pouvant à leur tour devenir nues ultérieurement. **Waldeyer** avait même cru que les cellules vibratiles étaient surajoutées et en quelque sorte étrangères à l'endothélium péritonéal et qu'elles étaient des représentants de l'épithélium germinatif.

La plupart des auteurs qui ont étudié le péritoine des Amphibiens ne l'on trouvé cilié que chez la femelle : tels, **Thiry, Schweigger-Seidel et Dogiel, Neumann et Grunau, Duval et Wyet, Kolossow, Green**. D'après **Nikolsky**, le mâle présente comme la femelle des cellules péritonéales ciliées.

La production des cils a été généralement attribuée (par **Neumann et Grunau, Duval et Wyet, Morau, Kolossow** notamment) à l'influence de la maturité sexuelle. **Duval et Wyet** ainsi que **Morau** ont invoqué une raison finaliste, les cils ayant pour but de conduire par des chemins sûrs les œufs accumulés dans l'abdomen jusqu'à l'orifice tubaire. **Neumann et Grunau** et surtout **Kolossow** ont expliqué mécaniquement la formation des cils sur le péritoine par la présence des œufs dans la cavité abdominale.

Un important détail morphologique a été établi d'autre part pour les cellules épithéliales, non seulement du péritoine mais aussi des autres séreuses et en général pour toutes les cellules épithéliales plates, désignées sous le nom de cellules endothé-

liales. Il s'agit de la constitution du corps cellulaire, qu'on sait actuellement se composer de deux zones distinctes. Ce résultat est dû surtout aux recherches de **Tourneux et Herrmann**, 1876, **Ranvier**, 1891, **Kolossow**. La cellule péritonéale des Batraciens comprend, d'après **Tourneux et Herrmann**, deux zones, une plaque homogène superficielle et un amas profond de protoplasma grenu renfermant le noyau; ces deux zones se colorent différemment par le nitrate d'argent. Cette constitution a été reconnue par **Ranvier** dans toutes les cellules plates épithéliales, dites cellules endothéliales. **Kolossow** a précisé davantage les caractères et les rapports des deux zones. Il existe, d'après sa description, deux zones distinctement colorables; l'une est une plaque superficielle homogène (*Deckplatte*, plaque recouvrante); l'autre, profonde, est formée d'un protoplasma granuleux et contient le noyau. La plaque recouvrante de chaque cellule est simplement contiguë à celle des cellules voisines; mais la zone profonde s'unit par de nombreux prolongements avec les zones profondes des éléments avoisinants; la couche protoplasmique grenue ne s'étend donc pas jusqu'au bord libre de la plaque recouvrante et ne double pas celle-ci sur toute son étendue, mais elle envoie des anastomoses protoplasmiques allant d'une cellule à l'autre au-dessous de la partie périphérique de la plaque recouvrante, à la face profonde de laquelle ces anastomoses sont soudées.

Enfin je désire rappeler un dernier point de l'histologie des séreuses. **Bizzozero**, 1874, a montré l'existence, au-dessous de l'endothélium, d'une couche mince, homogène ou fibrillée, non cellulaire, qu'il a appelée « limitante ». Elle correspond vraisemblablement à la couche décrite par **Todd et Bowman** sous le nom de « membrane basale ». **Bizzozere et Salvioli**, 1877-78, ont reparlé plus tard de cette même limitante. **L. Vincenzi**, qui l'a étudiée d'abord dans la vaginale, et a trouvé dans son épaisseur des éléments cellulaires étoilés et de fines fibrilles, l'a revue ensuite (1902) dans toutes les séreuses.

Désirant étudier des cellules ciliées plates, je me suis adressé au péritoine des femelles d'Amphibiens. J'ai choisi le péritoine qui recouvre le foie, parce que celui qui revêt des organes très

musculeux, comme l'estomac ou l'intestin, ou bien le péritoine pariétal, est très déformé par les contractions de l'organe ou de la paroi abdominale; les cellules reviennent sur elles-mêmes, perdent leur forme aplatie, deviennent cubiques ou cylindriques et leurs rapports avec les parties sous-jacentes se trouvent être très changés. Le foie au contraire, qui n'a que la contractilité des vaisseaux qu'il renferme, plongé dans les réactifs fixateurs, modifie peu sa surface. Il est prudent toutefois de ne pas immerger d'emblée le fragment d'organe dans le réactif concentré dont on a fait choix, mais de diluer d'abord ce réactif dans la solution physiologique de sel, pour n'employer qu'ensuite le fixateur pur. La déformation paraît d'ailleurs être moindre chez les Urodèles que chez les Anoures, à cause sans doute de la couche lymphoïde superficielle sur laquelle le péritoine repose chez les Urodèles et qui manque aux Anoures (*Bombinator* excepté, qui possède une mince couche lymphoïde). C'est pourquoi le foie du Triton (*Triton punctatus*, *palmatus*, *alpestris*) m'a paru particulièrement avantageux pour cette étude. Les dispositions sont du reste essentiellement les mêmes chez la Salamandre, la Grenouille, le Crapaud.

Le liquide de Bouin et celui de Perenyi m'ont donné les meilleurs résultats. Je me suis servi de la coloration par l'hématoxyline ferrique, précédée d'une teinture à l'éosine et suivie de la coloration par le vert-lumière. L'emploi de ces trois colorants est indispensable pour déceler certains détails de structure, qui, sans cette triple coloration, resteraient méconnus, ainsi que je m'en suis assuré.

On sait, et **Waldeyer**, **Nikolsky**, et surtout **Neumann** et **Grunau** ont montré que les cellules ciliées n'existent à la surface du péritoine que par places, formant des bandes ou des îlots parmi les cellules ordinaires et nues de l'endothélium. La méthode des coupes permet de se rendre compte du fait, mais non de déterminer la distribution des cellules ciliées à la surface du péritoine. Pour se faire une idée de cette distribution, il faudrait, comme l'ont fait plusieurs auteurs, notamment **Neumann** et **Grunau**, examiner le péritoine vu de face après imprégnation au nitrate d'argent; mais il faudrait en même temps sur

ces préparations nitratées conserver les cils. J'ai obtenu de bonnes imprégnations argentiques du péritoine hépatique, en examinant de préférence le bord tranchant du foie. Les cellules sont pour la plupart très grandes et de forme irrégulière; entre elles, de distance en distance, se trouvent intercalés des éléments beaucoup plus petits, en forme de polygones curvilignes à côtés concaves, autour desquels les grandes plaques endothéliales peuvent rayonner. Il m'a été impossible sur ces préparations de reconnaître des cils, et de dire si les cellules ciliées sont représentées par les grandes ou par les petites plaques endothéliales. Sur les coupes on constate que les cellules ciliées sont tantôt isolées, plus souvent réunies par groupes de deux ou plusieurs dans des fossettes peu profondes de la surface du foie. Entre ces cellules ciliées la bordure périphérique du foie n'est représentée que par une très mince lamelle à peine visible, soulevée de distance en distance par les noyaux appartenant aux cellules endothéliales ordinaires et nues. On peut parcourir souvent, entre deux îlots de cellules ciliées, une très grande étendue de la surface du foie, correspondant à dix ou quinze cellules de la couche lymphoïde sous-jacente, sans rencontrer un seul noyau de cellule ordinaire.

Les îlots de cellules ciliées tantôt ne laissent distinguer aucune limite cellulaire entre les noyaux qui en font partie, de telle sorte qu'on est amené à conclure à leur constitution symplastique. Tantôt au contraire et plus souvent, il existe des cloisons cellulaires séparant deux ou trois cellules distinctes.

La forme des cellules est variable. Le plus souvent elles font à la surface du foie une saillie assez marquée et ont une forme générale plus convexe. Quelquefois elles sont franchement cubiques, mais leur hauteur est toujours inférieure à leur diamètre transversal.

Les noyaux sont habituellement très aplatis et parfois très allongés; ils sont beaucoup plus grands, du double ou du triple, que ceux des cellules ordinaires; dans les cellules ciliées cubiques, les noyaux sont de forme approximativement elliptique.

Les cils, ordinairement colorés en rose par le procédé que j'ai employé, sont souvent longs et bien distincts, et leur hauteur

dépasse presque toujours celle du corps cellulaire. Fréquemment ils se terminent dans une bande granuleuse superficielle, moins colorée qu'eux, qu'on prendrait à tort, je crois, pour la coupe transversale des cils recourbés, et qui doit avoir une autre signification, laquelle n'a pu être exactement déterminée. Il est possible que cette bande granuleuse soit un coagulum du liquide qui baignait le foie; on peut du reste trouver à la surface de l'organe une mince couche colorée en vert et peut-être de nature muqueuse. On a vu plus haut que **Neumann** a pu constater la vibratilité des cils péritonéaux, mais que **Kolossow** n'y a pas réussi; cette constatation est d'ailleurs facile à faire.

Le cytoplasma est très réduit. Il est représenté, dans les cellules les plus épaisses, dans les cellules cubiques par exemple, par une substance finement grenue, qui entoure le noyau de toutes parts. Dans les cellules minces, il n'est plus figuré que par une plaque homogène et colorée en gris verdâtre, située entre le noyau et la garniture ciliée. Une ligne rouge, mince et nette, rattache la bordure de cils au protoplasma; elle est formée par une rangée de corpuscules basaux, qui sont souvent très nets et qu'on peut même compter.

Le cytoplasma repose directement sur une lamelle conjonctive, colorée électivement en vert et rendue ainsi très évidente, qui représente la couche séparatrice (membrane basale) de l'épithélium et du parenchyme sous-jacent. Par sa situation, elle pourrait correspondre à la « membrane limitante » que **Bizzozero**, 1874, **Bizzozero et Salvioli**, 1877-1878, et **Vincenzi**, 1902, ont décrite au-dessous de l'épithélium péritonéal. Je n'ai pu toutefois y distinguer les fines fibrilles et moins encore les cellules que **Vincenzi** y a observées, et j'ai constaté seulement que cette lamelle n'est pas homogène. Cette lamelle me paraît être plutôt la strate la plus superficielle du conjonctif hépatique qu'une membrane basale au sens ordinaire de ce mot.

Les cellules non ciliées sont représentées par un noyau aplati, par un cytoplasma encore plus réduit que celui des cellules ciliées et qui d'habitude n'est figuré que par une mince membrane. Celle-ci, courant sans interruption à la surface du foie, se continue avec les bords de la plaque cytoplasmique des cellules

ciliées; elle correspond manifestement à la « plaque endothéliale » de **Ranvier**, ou « plaque recouvrante » de **Kolossow**. Souvent un détritus granuleux, localisé à l'endroit du noyau, recouvre cette fine membrane; ou même la membrane est tapissée sur toute son étendue par une bande granuleuse, se prolongeant par celle dans laquelle plongent les extrémités des cils. Il est possible que cette bande grenue soit formée de mucus ou d'un coagulum quelconque; il se peut aussi que des détritus de cils l'aient produite.

Plusieurs faits plaident en faveur de la destruction des cils et de la régression de certaines cellules ciliées. Non seulement les cils, mais aussi les cellules ciliées peuvent être le siège de phénomènes régressifs; les noyaux sont souvent hyperchromasiques, et le cytoplasma est parfois farci de granulations anormales. D'autre part il arrive fréquemment que, à côté de deux ou trois cellules vibratiles offrant un beau développement, on en trouve une autre, appartenant manifestement au même groupe, au même îlot, et cependant totalement privée de cils; il est probable que c'est là une cellule vibratile dont les cils ont disparu.

Les faits qui viennent d'être relatés sur l'épithélium péritonéal du foie des Amphibiens me paraissent contraires à l'idée de la spécificité durable des cellules ciliées, favorables au contraire à celle que j'ai déjà soutenue ailleurs, 1899, de la contingence des cils et des cellules ciliées, qui se produisent et se détruisent sous des influences encore mal connues, mécaniques ou autres. La différenciation transitoire et la contingence des cils et des cellules ciliées dans l'épithélium péritonéal résultent non seulement de mes observations, mais encore et surtout de celles de mes devanciers (**Neumann et Grunau**, **Duval et Wyet**, **Morau**, **Kolossow**) qui ont observé la ciliation chez les femelles d'Amphibiens et de Mammifères au moment de la maturité sexuelle et de la ponte ovulaire. L'irritation mécanique produite par les œufs accumulés dans la cavité abdominale des Amphibiens est certainement la cause principale de la différenciation des cils. Est-elle la seule, et ne pourrait-il y en avoir d'autres? C'est ce que j'avais admis dans ma note préliminaire, sur la foi de **Nikolsky**, lequel a prétendu trouver des cils chez le mâle aussi

bien que chez la femelle. L'examen que j'ai fait depuis de l'épithélium péritonéal chez plusieurs Tritons mâles est resté négatif; je n'y ai pas observé de cellules ciliées.

Résumé. — Il existe, sur le péritoine hépatique des femelles d'Amphibiens, mais non des mâles, des cellules ciliées, isolées ou groupées en îlots parmi les éléments nus de l'épithélium plat ordinaire (Pl. XIX, fig. 1 et 2). Ces cellules ont une bordure de cils très développée, supportée par une rangée de corpuscules basaux; le cytoplasma est fréquemment réduit à une mince plaque homogène. Les cellules reposent directement sur une lamelle conjonctive (membrane limitante de **Bizzozero**?) Les cellules ciliées de l'épithélium péritonéal ne sont certainement pas différenciées d'une façon durable, mais les cils sont alternativement formés et détruits dans cet épithélium.

Index bibliographique.

1874. Bizzozero. — Ueber die innere Grenzschicht der menschlichen serösen Haüte. *Centralblatt f. d. med. Wiss.*

1877-78. Bizzozero e Salvioli. — Studi sulla struttura e sui linfatici delle serose umane. *Archivio per le Scienze mediche.*

1880. Duval et Wyet. — Mécanisme du transport intra-abdominal des ovules chez la Grenouille. *Comp. rend. Soc. Biologie.*

1897. Isab. Green. — Peritoneal Epithelium of some Ithaca Amphibian (Necturus Amblyostoma, Desmognathus and Diemyctylus). *Transact. of Amer. micr. Soc.*, vol. XVIII.

1875. Grunau. — Ueber das Flimmerepithel auf dem Bauchfelle des weiblichen Frosches und über den Eileiterbau desselben. *Dissert., Königsberg.*

1886. Klein. — *Grundzüge der Histologie.*

1893. Kolossow. — Ueber die Structur des Pleuroperitoneal- und Gefässepithels (Endothels). *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLII.

1857. Leydig. — *Lehrbuch der Histologie.*

1832-36. Mayer. — *Froriep's Notizen* (cité par Neumann et Grunau).

1891-92. Morau. — Du péritoine tubo-ovarique et de sa transformation physiologique. Son rôle dans la migration de l'ovule. *Comp. rend. Soc. Biologie* (1891). *Nouvelles Archives d'Obstétrique et de Gynécologie* (1892). *Journ. de médecine de Paris* (1892).

1875. Neumann et Grunau. — Die Beziehungen des Flimmerepithels der Bauchhöhle zum Eileiterepithel beim Frosche. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XI.

1880. Nikolsky. — Ueber die Flimmerelemente auf der serösen Haüten des Frosches. *Dissert., Saint-Pétersbourg.*

1882-83. Paladino. — Sur l'endothélium vibratile chez les Mammifères. *Arch. ital. de Biologie*, 1883; et en italien *Giornale intern. d. sc. mediche*, IV, 1882.

1899. Prenant. — Cellules vibratiles et cellules à plateau. *Bibl. anatomique*, t. VII.

1891. Ranvier. — De l'endothélium du péritoine et des modifications qu'il subit

dans l'inflammation expérimentale, etc. *Comp. rend. Acad. Sc.*, t. CXII et *Journal de micrographie*, t. XV.
1866. Schweigger-Seidel et Dogiel. — Ueber die Peritonealhöhle des Frosches. *Arbeiten d. physiol. Anstalt zu Leipzig.*
1862. Thiry. — Ueber das Vorkommen eines Flimmerepitheliums auf dem Bauchfell des weiblichen Frosches. *Göttinger Nachrichten* (cité par Neumann et Grunau).
1876. Tourneux et Herrmann. — Recherches sur quelques épithéliums plats dans la série animale. *Journal de l'Anat. et de la Phys.*
1900. Vincenzi. — Sulla struttura della limitante (Bizzozero) delle serose umane. *Anat. Anzeiger*, Bd XX.
1870. Waldeyer. — *Eierstock und Ei.* Leipzig.

Explication des figures (Planche XVI).

Fig. 1. — Épithélium du péritoine hépatique d'un *Triton punctatus* femelle. *c*, cils et corpuscules basaux. — *p*, corps protoplasmique. — *n*, noyaux. — *c. c*, couche conjonctive. — *l*, leucocytes de la couche lymphoïde. Liq. de Bouin (formol picro-acétique). Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. × 1000 (oc. comp. Zeiss n° 8; obj. Zeiss à immersion homogène 20 mm., 1,30).

Fig. 2. — Épithélium du péritoine hépatique d'un *Triton alpestris* femelle. Cellules cubiques avec corps protoplasmique très développé. *c. c*, couche conjonctive. Mêmes traitement et grossissement.

Cellules ciliées de l'épithélium intestinal de la Douve du foie [1].

Les zoologistes ont donné des descriptions tout à fait insuffisantes de l'épithélium intestinal des Trématodes.

Ce que l'on peut déjà conclure de leurs descriptions, avant de se livrer à aucune observation personnelle, c'est que cet épithélium est extrêmement polymorphe, et qu'il doit être très difficile à fixer dans son état naturel.

Looss, 1885, décrit, chez deux espèces nouvelles de Distome, un épithélium très bas, recouvert d'un coagulum grenu formé par le liquide intestinal; cet épithélium lui a paru très facilement destructible. — Les cellules intestinales du *D. clavigerum*

1. Note préliminaire : **A. Prenant**, Sur la structure des cellules épithéliales intestinales de *Distomum hepaticum* L. *Réunion biologique de Nancy*, *Comptes rendus de Soc. de la biologie*, 14 mars 1904.

Rud. sont, d'après Noack, 1892, tantôt cylindriques, tantôt basses ou cubiques, et enfin peuvent être très hautes et villiformes; leurs extrémités libres ont une forme très variée, quelquefois irrégulièrement lobée ou même pénicillée et fibrillée; c'est ce qui a pu faire supposer que ces cellules étaient douées de mouvements amiboïdes. — V. Linstow, 1890, trouve chez *D. cylindraceum* Zed. les cellules épithéliales très grandes et effilées en cône chez les jeunes individus; avec l'âge, les tubes intestinaux deviennent de plus en plus étroits et les cellules épithéliales s'aplatissent et s'atrophient. — Nickerson, 1895, chez *Stichocotyle*, décrit de grandes cellules très variables d'aspect et de taille, souvent en formes de massue, qui peuvent s'allonger par leur extrémité libre, et qui chez l'animal vivant flottent dans le liquide intestinal (fig. 25, 26). — Tout autre est la description que Lortet et Vialleton, 1894, donnent de l'épithélium intestinal du *Bilharzia*; il forme une couche continue semée de noyaux, dont les limites cellulaires sont très difficiles à mettre en évidence. — Sommer, Pachinger, Kerbert ont soupçonné l'existence de cils vibratiles à la surface libre des cellules. D'après Pachinger, 1888, les cellules envoient dans la lumière de l'intestin des pseudopodes filamenteux, que Linstow a depuis cherchés en vain. Sommer, 1880, et Kerbert, 1896, avaient même vu que les cellules intestinales de la Douve du foie sont munies de prolongements délicats analogues, disaient-ils, à des cils vibratiles. On n'a généralement prêté que peu d'attention à cette opinion, quelque peu étrange, qui accordait des espèces de cils vibratiles à un épithélium intestinal. Macé cependant, 1882, en décrivant les hautes cellules cylindriques de l'épithélium de l'intestin chez la grande Douve du foie, rappelle que, d'après la description de Sommer, ces cellules sont ouvertes à leur partie libre, et que par cet orifice le contenu protoplasmique envoie un pinceau de prolongements qui seraient animés de mouvements amiboïdes. « Ce fait, ajoute Macé, n'a rien de surprenant, les cellules ciliées venant d'être signalées jusque dans le tube digestif des Vertébrés (par M. Braun, 1880, R. Blanchard, 1880, cités par Macé). C'est, de plus, une preuve à l'appui de l'opinion qui voit dans les cils

vibratiles, des tractus émanant directement du protoplasma cellulaire. »

Je pourrais étendre davantage cette bibliographie; mais les mémoires qu'il me resterait à citer, ceux de **Biehringer**, 1884, **Ziegler**, 1884, **Poirier**, 1885, **Brandes**, 1892, **Walter**, 1893, et bien d'autres encore et même les ouvrages de **Leuckart**, 1896, et de **Braun**, 1892, 1893, ne renferment rien de spécialement intéressant un point de vue de la forme des cellules épithéliales intestinales des Trématodes. Les citations que j'ai faites suffisent d'ailleurs à montrer le polymorphisme extraordinaire de ces cellules. La variabilité de forme s'explique en premier lieu, bien entendu, par l'action déformative des réactifs et par l'inexpérience certaine de beaucoup de zoologistes en fait de technique histologique. Mais elle peut être due aussi, dans une forte mesure, à des variations importantes dans l'état fonctionnel de ces cellules. Enfin il ne faut pas oublier que les espèces de Trématodes qui ont été étudiées appartiennent à des groupes souvent assez éloignés les uns des autres, que l'intestin des Trématodes se présente sous deux états bien différents, celui de deux culs-de-sac simples (chez la plupart des Trématodes) et celui d'un arbre intestinal extrêmement ramifié (*Polystomum integerrimum*, *Distomum hepaticum*). Il est vraisemblable qu'à ces deux formes anatomiques si dissemblables correspondent des fonctions quelque peu différentes aussi, et par conséquent des formes histologiques différentes également.

Quant à la structure des cellules épithéliales de l'intestin des Trématodes, on n'a signalé que peu de détails intéressants. **Leuckart** et **Sommer** ont trouvé dans la partie basale de l'élément une striation longitudinale. **Walter**, 1893, chez des *Monostomum*, a distingué dans la cellule deux parties : l'une, basale, très chromatophile, contenant le noyau; l'autre, apicale, plus haute, peu colorable; la première se prolonge extérieurement jusque entre les muscles qui doublent l'épithélium; la partie centrale forme des renflements en massue de diverse hauteur (fig. 27, *a*).

Le mode d'activité glandulaire de ces cellules et la nature de leurs produits de sécrétion sont peu connus. On a indiqué la

formation de vacuoles dans la partie libre de la cellule (**Sommer**, **Schwarze**, 1886, **Walter**, **Nickerson**). **Jaegerskiold**, 1896, a trouvé dans les cellules de *Monostomum lacteum* des gouttelettes graisseuses semblables à celles qui remplissent la cavité intestinale.

Observations personnelles. — Les descriptions divergentes que les auteurs ont données de la forme des cellules s'expliquent par le polymorphisme réel des éléments épithéliaux étudiés même chez une seule espèce, la Douve du foie, et chez un même individu. Sur une même coupe transversale d'une branche intestinale, elles peuvent être ici très hautes et comme papilliformes, là ne plus former qu'une bordure épithéliale très mince (fig. 1). Ces variations de forme sont certainement dues en partie à l'état de relâchement ou de contraction de la musculature intestinale; les muscles en se contractant pressent sur les cellules, qui sont extrêmement plastiques et dont la partie basale, ainsi que **Walter** l'a constaté, fait souvent hernie entre les fibres musculaires. Outre cette déformation passive, les cellules peuvent aussi, comme l'ont admis plusieurs observateurs, changer activement de forme, en envoyant des prolongements dans la lumière intestinale; elles sont donc amiboïdes.

La ciliation de la surface libre de la cellule, que **Kerbert** et **Sommer** avaient soupçonnée et que **Macé** avait considérée comme possible, existe bien réellement (fig. 1-5). Ces cils sont très longs; sur les cellules fortement surbaissées, qui conservent leurs cils, la longueur de ces appendices dépasse la hauteur du corps cellulaire. Bien qu'ils soient souvent difficiles à reconnaître, en raison de l'irrégularité de la surface épithéliale, les cils ne font cependant jamais défaut. Il ne paraît donc pas y avoir ici, comme dans d'autres épithéliums ciliés et sécrétants, comme dans l'épithélium intestinal du Ver de terre, mélange de cellules ciliées et de cellules sécrétrices non ciliées, représentant les deux termes de l'évolution d'un même élément cellulaire. Il ne m'a pas été possible de constater la vibratilité de ces cils, il est donc vraisemblable qu'il s'agit d'une bordure en brosse, formée de poils immobiles[1]. Il n'existe pas au-dessous de cette garni-

1. Pour la terminologie, j'adopte tout à fait la proposition de **Benda** (1900), de ne qualifier de cils vibratiles que les appendices qu'on voit se mouvoir, vibrer.

ture ciliée de corpuscules basaux nettement différenciés; on peut tout au plus constater, dans les points les plus favorables, que la base des cils s'implante sur des nodules plus colorables, qui font partie du réseau de la zone cytoplasmique superficielle. Par ce caractère, par l'absence de pièces basales, ces cils se rapprochent de ceux des cellules épithéliales qui tapissent le canal épididymaire des Mammifères. Les observations concordantes de Gurwitsch, 1901, Fuchs, 1904, Jeleniewski, 1904, nient l'existence de corpuscules basaux dans ces cellules de l'épididyme; et pour cette raison ces auteurs se refusent à considérer ces cellules comme des éléments vibratiles véritables, malgré leur vibratilité.

La structure du cytoplasma est très remarquable (fig. 2). La partie basale du corps cellulaire, qui contient le noyau, est striée longitudinalement comme Leuckart et Sommer l'ont déjà constaté. D'autre part, comme l'a vu Walter chez les Monostomes, la cellule comprend deux parties distinctes, l'une basale, colorable, l'autre apicale, claire et faiblement chromatique. En étudiant la zone basale à l'aide d'objectifs forts, on voit que la striation de cette zone est due à des trabécules très rapprochées et parallèles, tantôt rectilignes, tantôt sinueuses ou en zigzag, qui montent verticalement vers la zone claire superficielle, où elles se continuent avec le réseau cytoplasmique qui constitue cette zone. Ces trabécules sont, après divers réactifs fixateurs (liq. de Mann, liq. de Bouin), fortement chromatophiles et se colorent électivement par l'hématoxyline ferrique, la safranine, le sulfalizarine, le bleu de toluidine, etc. Elles ne sont pas indépendantes les unes des autres, mais se relient entre elles par des anastomoses transversales non spécifiquement colorables; elles ne sont donc que des travées épaissies et différenciées du réseau cytoplasmique. Le long de ces trabécules basophiles on peut colorer des bandes mal délimitées, des traînées verticales

sans tenir compte pour employer cette appellation ni de la longueur plus ou moins grande des cils, ni de la présence ou de l'absence des corpuscules basaux. Le terme de cil s'appliquerait à tout filament d'aspect comparable à un cil, surmontant l'extrémité libre de la cellule; tantôt ce cil, mobile, serait un cil vibratile, tantôt immobile il représenterait un poil de brosse; tantôt enfin enfoui avec ses congénères dans une substance interstitielle (cuticulaire?) il serait le bâtonnet d'un plateau strié.

de substance acidophile, par exemple éosinophile, dans lesquelles ces trabécules paraissent incluses. Le réticulum fondamental de la charpente cellulaire lui aussi est enfoui dans cette substance acidophile.

L'image que donne le cytoplasma des cellules de l'intestin des Douves est très analogue à plusieurs autres, que divers auteurs ont observées. **Pantel**, 1898, décrit et figure (fig. 42), dans son étude des cellules de l'intestin moyen chez une larve du groupe des Tachinaires, une zone basale plus dense et plus colorable, et dans cette zone des bandes qui montent, en entourant le noyau, dans la zone apicale de la cellule et qui s'y ramifient. — **Wera Polowzow**, 1903, étudiant les cellules épithéliales vibratiles du pharynx du Lombric, y décrit des filaments tout à fait semblables à ceux des cellules intestinales de la Douve, et les considère comme de nature contractile; la figure 4 de son travail est très analogue aux images que j'ai obtenues. — Enfin et surtout, les bâtonnets de la zone basale des cellules épithéliales rénales, tels que les ont décrits notamment **Rothstein**, 1891, **Disse**, 1892, **Sauer**, 1895, **Sjöbring**, 1900, **Théohari**, 1900, **Benda**, 1903, chez les Mammifères, **Maziarski**, 1901, 1903, chez le Lombric, ces bâtonnets basaux ont la plus grande analogie avec les trabécules cytoplasmiques des cellules intestinales de la Douve. **Rothstein** a vu que ces bâtonnets vont de la base à la surface de la cellule et sont réunis par des filaments à direction transversale; dans ces bâtonnets sont enfouis des grains plus ou moins rapprochés les uns des autres. D'après les observations de **Disse**, ces bâtonnets ne sont pas des formations constantes, mais ils n'existent que dans les cellules pleines du produit de sécrétion; l'auteur confirme les faits constatés par **Rothstein** sur la constitution des cellules rénales. **Sauer** a décrit les bâtonnets basaux et a constaté qu'ils s'arrêtent au-dessous d'une zone cellulaire superficielle, en forme de coupole; de telle sorte que, dans les cellules rénales comme dans les éléments épithéliaux de l'intestin des Douves, on peut distinguer deux zones cellulaires, une basale sombre et striée, à bâtonnets, une apicale, claire et sans bâtonnets. **Sjöbring** dit que la structure à stries parallèles des cellules rénales est due à l'existence

d'éléments, situés dans des plis de la surface de la cellule, qui se montrent tantôt filamenteux, tantôt, en d'autres phases de la sécrétion, décomposés en granules sériés qui leur donnent un aspect moniliforme. Les figures données par **Théohari**, 1900, se rapprochent beaucoup de ce que j'ai observé. Cet auteur a vu dans les cellules rénales des filaments basophiles flanqués de traînées de substance acidophile. C'est essentiellement de la même façon, on s'en souvient, que je décris le cytoplasma des cellules intestinales de la Douve. D'après **Benda**, les bâtonnets basaux du rein ne sont pas formés de mitochondries, ne sont pas granuleux, ne sont pas des chondriomites. Les filaments des cellules intestinales de la Douve ne sont non plus aucunement granuleux. **Maziarski** conclut de ses études sur les cellules à bâtonnets de la néphridie du Lombric que les bâtonnets ne sont pas identiques aux mitochondries de **Benda**. Car ces dernières sont persistantes dans la cellule; les bâtonnets n'ont au contraire qu'une existence passagère et disparaissent dès que s'alignent dans la cellule rénale les grains de sécrétion. Les bâtonnets sont certainement des formations ergastoplasmiques qu'on ne doit et qu'on ne peut d'ailleurs confondre avec les rangées verticales de grains de sécrétion, puisque l'époque d'apparition des uns et des autres est différente. **Schmitter**, 1905, a fait comme **Benda** et **Maziarski**, une distinction entre les bâtonnets et l'ergastoplasma (chondriomites) des cellules rénales. Les bâtonnets de **Heidenhain** sont, selon cet auteur, des filaments granuleux allant de la membrane basale vers la surface de la cellule. On peut voir aussi, affectant la même direction, d'autres formations filamenteuses, mais non granulaires ; c'est de l'ergastoplasma, dans les mailles duquel il y a une charpente alvéolaire.

D'après les explications qui viennent d'être données et les rapprochements avec les faits observés par les auteurs, il faut se demander ce que sont les filaments basophiles des cellules intestinales du Distome. S'agit-il de fibrilles de soutien (tonofibrilles) ou de filaments ergastoplasmiques en rapport avec l'activité glandulaire? Il est difficile de répondre, en l'absence de stades évolutifs de ces cellules intestinales. Cependant la

présence de la substance acidophile qui accompagne les filaments basophiles, la ressemblance de ces bâtonnets avec ceux des cellules rénales dont on ne peut contester la valeur glandulaire, me disposent à y voir une sorte d'ergastoplasma. Je ne trouve rien qui corresponde à la distinction admise par **Benda**, **Maziarski** et **Schmitter** de deux sortes de formations filamenteuses; car les traînées acidophiles ne peuvent représenter ni les bâtonnets de **Heidenhain**, ni un ergastoplasma.

Les cellules épithéliales sont séparées par des cadres cellulaires (*Kittleisten*), très irréguliers, méandriques, électivement colorables à la manière habituelle, en noir par l'hématoxyline ferrique, en rose après emploi du bleu de toluidine et de la fuchsine acide (fig. 2-5). Les *Kittleisten* ne sont pas seulement des cadres superficiels entourant la surface libre de la cellule et visibles sur la coupe verticale de l'épithélium sous la forme d'un grain unique ou d'un diplosome, comme on le voit habituellement, ou même sous celle d'un bâtonnet assez long, comme on l'observe entre les cellules épithéliales de l'intestin des Ascarides. Elles s'enfoncent très profondément entre les cellules, souvent presque jusqu'à la face externe de l'épithélium, quand celui-ci est peu élevé, et dessinent des traits noirs très sinueux à trajet vertical ou oblique. Sur des vues de face de l'épithélium, on aperçoit le dessin méandrique que forment les *Kittleisten* entre les faces libres des cellules.

On sait que **Böhm et Davidoff** 1895, **Landauer**, 1895, ont décrit la même disposition des *Kittleisten* dans les cellules rénales. Ces auteurs, après **Schachowa**, 1876, ont prétendu que la striation verticale de la cellule rénale n'était pas due à la présence des bâtonnets intracytoplasmiques de **R. Heidenhain**, que ces prétendus bâtonnets étaient des formations non pas intracellulaires mais péricellulaires, que l'apparence de bâtonnets était produite par des plissements verticaux, par des crêtes verticales des cellules rénales. **Landauer** a montré que les faces latérales des cellules sont d'autant plus plissées qu'on les examine plus près de la lumière, et attribue uniquement à ces plis l'apparence des bâtonnets basaux. Mais **Böhm et Davidoff**, 1898, abandonnant leur ancienne manière de voir, et

Benda, 1903, croient à l'existence simultanée et à l'indépendance des bâtonnets basaux de Heidenhain et des plissements ou *Kittleisten*. Il n'est pas impossible que, comme le laisse entendre Benda, les crêtes longitudinales des cellules soient renforcées par des filaments plus colorables, comparables aux « fibrilles limitantes » (*Grenzfibrillen*) décrites par M. Heidenhain, 1901, à la périphérie des fibres musculaires lisses; et c'est en cette situation que Sjöbring place les bâtonnets basaux. Dans les cellules intestinales de la Douve il existe certainement à la fois des bâtonnets intracytoplasmiques et des filaments périphériques représentant des *Kittleisten* ou des espèces de « fibrilles limitantes » de la cellule; on ne peut confondre ces deux sortes de formations, dont on peut d'ailleurs obtenir une coloration distinctive. Enfin, pour terminer ce qui concerne les cadres cellulaires, j'ai cherché, sur des vues de face des cellules, à voir le réticelle de filaments secondaires qui se détachant des cadres couvre la surface libre de la cellule d'une sorte de treillis, dans les cellules rénales des Ophidiens étudiées par Regaud et Policard, 1902. Je ne l'ai pas observé sur des vues de face; mais il est possible que ce soit un réseau analogue qui, sur les coupes verticales des cellules, donne lieu au trait noir irrégulier sur lequel s'insèrent les cils, en l'absence d'une rangée bien différenciée de corpuscules basaux.

Quant à l'activité glandulaire et à l'évolution des cellules intestinales de la Douve, j'ai un autre fait d'observation à ajouter à celui que je rapportais ci-dessus, en décrivant dans la zone basale des cellules une substance acidophile déposée à côté et sans doute autour de trabécules basophiles. J'ai pu constater en effet, en toute intégrité de la bordure ciliée, l'expulsion de corps arrondis, clairs et vésiculeux, incolores ou faiblement teintés, bordés complètement ou partiellement par des grains ou des filaments chromatiques, fortement colorés par l'hématoxyline ferrique. Souvent ces vésicules paraissaient s'être vidées, et leur bordure noire mise en liberté se présentait comme un filament en forme de virgule, de spirille ou d'anneau. Ces corps et leurs débris recouvraient d'une couche assez dense la surface libre de l'épithélium. Quelques gouttelettes très fines étaient

engagées entre les cils. Ou bien des vésicules grandes et claires ayant repoussé les cils de part et d'autre reposaient sur la face libre de l'épithélium (fig. 3-5).

L'épithélium, dans certains canaux du tube digestif, peut se détruire partiellement, après avoir subi un amincissement extrême, et les cellules tombées peuvent remplir la lumière intestinale.

Les vésicules dont il vient d'être question sont certainement un matériel de sécrétion de la cellule, à moins qu'elles ne soient le produit d'une altération cellulaire extrêmement profonde. J'ai naturellement dû m'inquiéter de l'origine de ces vésicules dans l'intérieur du corps cellulaire. J'ai cherché en vain, dans le cytoplasma, des « grains de ségrégation », tels que ceux décrits par **Regaud et Policard**, 1903, dans le rein des Ophidiens; car ces grains sont assez analogues, avec leur centre clair et leur bordure plus chromatique, aux vésicules que j'ai observées. Je n'ai pu me défendre de supposer, malgré l'invraisemblance de l'hypothèse, que les filaments contournés et fortement chromatiques qui entourent les vésicules ou qui sont devenus libres, ne sont peut-être que des fragments des *Kittleisten*, tant est grande leur ressemblance avec celles-ci. Il est possible aussi que le cytoplasma ou le noyau ait donné naissance à ces filaments; car le cytoplasma est semé de vermicules analogues à ceux qui sont excrétés; le noyau offre aussi une sorte de désagrégation filamenteuse et semble pouvoir contribuer à la production des filaments chromatiques éliminés.

On peut enfin penser qu'il s'est fait ici soit par filtration soit par osmose une excrétion liquide, qui a pris la forme de gouttelettes ou de grosses vésicules, autour desquelles s'est concrétée une substance plus dense sous la forme de grains et de filaments chromatiques. L'excrétion de substances liquides sécrétées par la cellule, sous la forme de corps figurés vésiculeux, est plus qu'une réalité d'observation, c'est une nécessité physico-chimique. Une substance liquide ne peut être rejetée par la cellule, sans prendre sous l'action des réactifs la figure d'une vésicule. La théorie vésiculeuse de la sécrétion (ou plutôt de l'excrétion), ainsi appliquée et comprise, me paraît inattaquable. Au contraire

les protubérances et les boules cytoplasmiques claires qu'on a fréquemment décrites à la surface de la cellule qu'elles surmontent, en les considérant comme des effets de l'excrétion cellulaire, sont sujettes à caution et sont sans doute des formations artificielles dont on s'est servi avec raison contre la théorie vésiculeuse de la sécrétion.

Diverses observations de vésicules structurées expulsées par les cellules glandulaires ont été faites d'ailleurs dans ces derniers temps sur des objets variés. Les auteurs qui ont étudié la sécrétion de l'épididyme (**Aigner**, 1900, **Gurwitsch**, 1901, **Fuchs**, 1904), ont vu que l'excrétion pourrait se faire sous la forme de vésicules, de cônes et de ballons (*Ballen*). **Gurwitsch** décrit des boules pédiculées, attachées au bouquet de poils qui surmonte la cellule; ces boules sont formées d'une vésicule claire renfermant des granulations et un contenu liquide (fig. 14, 18, 19). **Meyers-Ward**, 1893, avait vu ces formations, mais les avait considérées comme des parties du cytoplasma détachées du reste de la cellule, tandis qu'il s'agit réellement, selon **Gurwitsch**, de vésicules de sécrétion. **Fuchs** a décrit et figuré dans la lumière de l'épididyme du Chat et de l'Homme des vésicules de sécrétion, entourées ou non d'une enveloppe et contenant des granules colorables par l'hématoxyline ferrique. **Folke Henschen**, 1904, représente de nombreuses vésicules de sécrétion issues de cellules sécrétrices diverses et les considère comme normales; il dit avoir vu, dans les cellules intestinales de la chenille du *Bombyx mori*, ces vésicules d'abord hyalines changer de caractère et devenir grenues.

Résumé. — Les cellules épithéliales du *Distomum hepaticum* sont des éléments très polymorphes, toujours ciliés (fig. 1).

La cellule est formée de deux zones. La zone basale se distingue par la présence de filaments ou bâtonnets basophiles, accompagnés de traînées de substance acidophile. Il n'y a pas de corpuscules basaux nets à la base des cils (fig. 2).

Les cellules sont séparées sur une grande hauteur par des *Kittleisten* très sinueuses (fig. 2, 3, 4, 5).

Il peut y avoir excrétion de vésicules de sécrétion claires, dont la paroi est épaissie par places et forme des grains et des

filaments chromatiques (fig. 3, 4, 5). L'origine exacte de ces vésicules n'a pu être déterminée.

Index bibliographique.

1° Ouvrages spéciaux sur l'intestin des Trématodes.

1884. Biehringer. — Beiträge zur Anat. und Entw. der Trematoden. *Arbeiten zool.-zootom. Inst. Würzburg*, Bd VII.

1892. Brandes. — Zum feineren Bau der Trematoden. *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Bd LIII.

1892-93. Braun. — Wurmer. Trematoda Digenea. *Bronn's Classen u. Ordnungen*, Bd IV.

1896. Jaegerskiold. — Ueber *Monostomum lacteum* nov. sp. *Festskrift für Lilljeborg*.

1896. Kerbert. — Beitrag zur Kenntniss der Trematoden. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XIX.

1896. Leuckart. — *Die menschlichen Parasiten*, II Aufl.

1890. V. Linstow. — Ueber den Bau und die Entwickelung des *Distomum cylindraceum* Zed. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXXVI.

1885. Looss. — Beiträge zur Kenntniss der Trematoden. *Distomum palliatum* nov. spec., und *Distomum reticulatum* nov. spec. *Dissert. Leipzig*.

1894. Lortet et Vialleton. — Étude sur le *Bilharzia haematobia* et la bilharziose. *Ann. de l'Université de Lyon*, t. IX, fasc. 1.

1882. Macé. — Recherches anatomiques sur la grande Douve du foie *Distoma hepaticum*. Thèse de Nancy.

1895. Nickerson. — On *Stichocotyle nephropis* Cunningham, a Parasite of the American Lobster. *Zool. Jahrbücher*, Bd VIII.

1892. Noack. — Die Anatomie und Histologie des *Distomum clavigerum* Rud. *Dissert. Rostock*.

1888. Pachinger. — Neuere Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Trematoden. *Orv. Term. Tud. Ertesitö, Kolozsvár*, t. I et *Zool. Jahresbericht*.

1885. Poirier. — Contribution à l'histoire des Trématodes. *Arch. de zoologie expér.* 2e série, t. III.

1886. Schwarze. — Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Bd XLIII.

1880. Sommer. — Die Anatomie des Leberegels *Distomum hepaticum*. *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Bd XXXIV.

1893. Walter. — Untersuchungen über den Bau der Trematoden (*Monostomum trigonocephalum* Rud., *reticulare* van Ben., *proteus* Brandes). *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Bd LVI.

1884. H.-E. Ziegler. — Bucephalus und Gasterostomum. *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*. Bd XXXIX.

2° Ouvrages généraux.

1900. Aigner. — Ueber das Epithel im Nebenhoden einiger Saügetiere und seine sekretorische Thätigkeit. *Sitz. d. K. Akad. d. Wiss. Wien*. Bd. CIX.

1900. Benda. — Ueber neue Darstellungsmethoden der Centralkörperchen und die Verwandschaft der Basalkörper der Cilien mit Centralkörperchen. *Verh. d. phys. Ges. Berlin*, nos 1-2.

1903. Benda. — Die Mitochondria des Nierenepithels. *Verh. Anat. Gesellschaft*.

1895. Böhm und Davidoff. — *Lehrbuch der Histologie*, I Aufl.

1898. Böhm und Davidoff. — *Lehrbuch der Histologie*, II Aufl.

1892. Disse. — Veränderungen der Nierenepithelien bei der Secretion. *Anat. Hefte*, Bd II.

1902. Fuchs. — Ueber das Epithel im Nebenhoden der Maus. *Anat. Hefte*, H. LXII, Bd XIX.

1904. FUCHS. — Ueber Beobachtungen am Sekret- und Flimmerzellen. *Anat. Hefte*, H. 77, Bd XXV.

1901. GURWITSCH. — Der Haarbüschel der Epithelzellen im Vas epididymis des Menschen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LIX.

1901. M. HEIDENHAIN. — Struktur der kontraktilen Materie. *Ergebnisse d. Anat. u. Entw.*

1904. HENSCHEN (FOLKE). — Zur Kenntnis der blasenförmigen Sekretion. *Anat. Hefte*. H. 79-80, Bd XXVI.

1904. JELENIEWSKI. — Zur Morphologie und Physiologie des Epithels des Nebenhodens. *Anat. Anzeiger*, Bd XXIV.

1895. LANDAUER. — Ueber die Structur des Nierenepithels. *Anat. Anzeiger*, Bd X.

1901. MAZIARSKI. — Sur la structure des néphridies des Vers de terre. *C. rendus Soc. Biologie*.

1903. MAZIARSKI. — Recherches cytologiques sur les organes segmentaires des Vers de terre. *Arch. polonaises d. Sc. biolog. et médic.*, vol. II.

1893. MEYERS-WARD. — *Journ. of Anatomy* (cité par GÜRWITSCH).

1898. PANTEL. — Étude monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. *La Cellule*, t. XV.

1903. POLOWZOW (WERA). — Ueber kontraktile Fasern in einer Flimmerepithelart und ihre funktionelle Bedeutung. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LXIII.

1903. REGAUD ET POLICARD. — Recherches sur la structure du rein de quelques Ophidiens. *Arch. d'anat. microsc.*, Bd VI.

1891. ROTHSTEIN. — Zur Kenntniss des Nierenepithels. *Verh. Biolog. Vereins, Stockholm*.

1895. SAUER. — Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLVI.

1876. SCHACHOWA. — Untersuchungen über die Niere. *Dissert. Bern*.

1905. SCHMITTER. — Cytological Changes in the Kidney due to Distilled Water and Varying Strengths of Salt Solution. *Anat. Anzeiger*, Bd XXVI.

1900. SJÖBRING (NILS). — Ueber das Formol als Fixirungsflüssigkeit. Allgemeine über die Bau der lebenden Zelle. *Anat. Anzeiger*, Bd XVII.

1900. THÉOHARI. — Étude sur la structure fine de l'épithélium des tubes contournés du rein à l'état normal et à l'état pathologique. *Journal d'Anat. et Phys.*, Bd XXXVI et thèse de Paris.

Explication des figures (Planche XIX).

FIG. 1. — *Vue d'ensemble de la coupe transversale d'un cæcum digestif de la grande Douve du foie.* — Inégalité de hauteur et polymorphisme de l'épithélium; villosités *v*, formées par les cellules épithéliales. Les cellules sont couvertes d'un réseau de filaments, dû à un coagulum; un magma grenu qui remplissait en partie la cavité intestinale n'a pas été représenté. En *m*, musculature de la paroi intestinale. Liquide de Bouin. Safranine, vert-lumière. × 250.

FIG. 2. — *Cellules épithéliales intestinales de la Douve.* — Les deux zones de la cellule, zone basale *b* très colorée, zone apicale *a* claire. Dans la zone basale, les filaments basophiles (en noir) et les trainées de substance acidophile (en gris). Bordure en brosse sans corpuscules basaux. A droite de la figure, une *Kittleiste* sinueuse. Liquide de Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine. × 1 000.

FIG. 3, 4 et 5. — *Cellules épithéliales intestinales de la Douve.* — Vésicules d'excrétion cerclées de noir. Bordure en brosse. *Kittleisten* méandriformes. Liquide de Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine. × 1 000.

RECHERCHES SUR LA STRUCTURE DU CŒUR

CHEZ LES MOLLUSQUES[1]

SUIVIES D'UNE ÉTUDE SPÉCIALE DES CŒURS BRANCHIAUX ET DE LEURS APPENDICES GLANDULAIRES CHEZ LES CÉPHALOPODES

Par **F. MARCEAU**
Professeur suppléant à l'École de Médecine et de Pharmacie de Besançon.

PLANCHES XX A XXVI.

Le cœur des Mollusques.

I. — HISTORIQUE.

Les données que nous possédons actuellement sur la structure du cœur des Mollusques sont non seulement vagues, mais encore le plus souvent contradictoires. Ainsi que nous allons le voir en effet, les quelques auteurs qui se sont occupés de cette question ont, ou bien borné leurs recherches à un petit nombre de types, ou bien surtout les ont faites à l'aide d'une seule méthode plus ou moins grossière. Il en est résulté que certaines observations de ces auteurs, d'ailleurs parfaitement exactes, étaient trop peu nombreuses ou insuffisamment précises pour permettre de formuler des conclusions définitives.

Lebert (1850) reconnaît la texture du cœur des Mollusques, lequel est constitué, d'après lui, par des « faisceaux affectant une disposition réticulaire comme chez les animaux supérieurs », les faisceaux musculaires étant formés eux-mêmes « par

1. Ces recherches sont la suite logique de celles que j'ai déjà faites chez les Vertébrés [*Recherches sur la structure et le développement comparés des fibres cardiaques dans la série des Vertébrés*. Thèse de doctorat ès sciences, 1903, et *Ann. des Sc. nat.* (*Zoologie*), 1904] et elles seront continuées dans toute la série animale.

Juin 1905

la réunion de fibres très fines, cimentées ensemble par une substance intermédiaire granuleuse ». Mais il n'a observé ni la forme rameuse des fibres, ni leur apparence plus ou moins nettement striée. Il a constaté simplement que les faisceaux musculaires sont de plus en plus serrés et offrent un aspect de plus en plus fibro-granuleux à mesure que l'on s'élève des Acéphales aux Gastéropodes et enfin aux Céphalopodes.

Leydig (1850) considère le cœur de la Paludine comme formé par des fibres munies de prolongements effilés et groupées en faisceaux ou travées musculaires. Ces fibres dériveraient de cellules étoilées existant à un certain stade du développement du cœur. D'après lui, elles ressemblent à un faisceau musculaire primitif strié embryonnaire d'animaux plus élevés en organisation, c'est-à-dire qu'elles sont constituées par une très mince écorce entourant une colonne granuleuse dont les éléments, souvent disposés en lignes transversales, simulent une striation. D'après cela, on voit que **Leydig** n'avait pas soupçonné la striation de l'écorce qui est pourtant la partie contractile des fibres.

Müller (1853) observe des fibres musculaires striées dans les cœurs branchiaux des Céphalopodes et il déclare que cette striation n'est pas l'effet d'une illusion produite par l'existence de granulations médullaires dans ces fibres. Ces granulations, dit-il, sont présentes dans d'autres muscles involontaires, en dehors du cœur et de l'aorte où elles simulent une vraie striation. Mais aucune figure n'accompagne cette citation et il est singulier que l'auteur ne fasse pas une mention spéciale pour le cœur proprement dit qui est cependant formé de fibres identiques. **Margo** (1860) prétendit avoir observé une légère striation dans les fibres musculaires cardiaques de l'Anodonte[1].

Weismann (1861), à l'aide de la méthode d'isolement par la solution de potasse caustique à 35 p. 100, a constaté que le cœur des Mollusques est formé d'éléments musculaires arborescents, non décomposables en cellules, d'une apparence plus ou moins

1. D'après les observations que j'ai faites sur les fibres cardiaques de ce Mollusque, je suppose qu'il s'agit probablement de l'image produite par la disposition parfois assez régulière des granulations du sarcoplasma central.

granuleuse, mais il n'y a pas observé de véritable striation. Il croyait pouvoir, à l'aide de ce caractère négatif, établir une différence entre les fibres cardiaques de ces derniers animaux et celles des Vertébrés.

Bronn et **Keferstein** (1862-1866), dans leur grand ouvrage de Zoologie, ne donnent rien de précis sur la structure du cœur des différents ordres de Mollusques. Là ils signalent des fibres rubanées pourvues parfois de noyaux et de granulations pigmentées (Acéphales), ailleurs, des fibres musculaires très granuleuses s'anastomosant fréquemment (Pulmonés). Il faut cependant noter la comparaison que le second auteur fait entre les cœurs des Hétéropodes et des Prosobranches d'une part et l'oreillette de la Grenouille d'autre part, au point de vue de la texture.

Boll (1866) confirme les données de **Müller** sur le cœur branchial des Céphalopodes. Il ajoute cependant que dans les fibres qui le constituent « une très légère indication de la striation transversale est le cas le plus fréquent chez le Poulpe », alors que les fibres des muscles de la masse buccale de *Neritina fluviatilis* montre une striation transversale semblable à celle que l'on trouve chez les Vertébrés. Il représente ces fibres comme des fuseaux simples (Taf. II, fig. 13), alors qu'on peut facilement isoler de cet organe des fibres rameuses à branches inégales et pour la plupart anastomosées.

Darwin (1876) fait une étude histologique assez complète du cœur de l'Escargot, mais ses descriptions quoique claires et précises, ne sont malheureusement accompagnées d'aucune figure. D'après cet auteur, le muscle cardiaque, à un examen superficiel, paraît formé de fibres parallèles, serrées les unes contre les autres, d'un diamètre de 2 μ 2 en moyenne, tandis que, par un examen plus approfondi, on constate qu'il est composé en réalité de « cellules allongées fusiformes, étroitement superposées et très intimement réunies les unes aux autres » [1].

1. **Darwin**, comme tous les auteurs plus récents, n'avait pas observé les traces de ruptures artificielles que portent les fragments isolés et qu'il avait considérés comme de véritables cellules. Il n'avait pas vu non plus les ramifications des fibres mentionnées par **Leydig** (1850) dans le cœur de la Paludine puis par **Weismann** (1861) dans le cœur d'autres Mollusques.

Il constate que la striation n'est pas également nette dans toutes les cellules et qu'il existe tous les intermédiaires entre celles qui sont nettement striées et celles qui sont complètement granuleuses.

L'examen de ces cellules à la lumière polarisée lui a montré qu'il s'agit bien d'une vraie striation produite par l'alternance de parties isotropes et anisotropes disposées avec régularité, mais il n'en a pas poussé plus loin l'analyse et n'indique pas s'il existe ou non des disques minces dans les bandes claires. **Darwin** signale enfin la grande abondance de tissu conjonctif à la périphérie du cœur.

Dogiel (1877) observe que les fibres cardiaques de divers Mollusques (Anodonte, Aplysie, Hélix et *Pecten varius* spécialement), offrent un aspect plus ou moins nettement strié, mais il émet de telles idées sur la nature de la striation [1] et ses figures sont à cet égard tellement peu démonstratives (fig. 8), qu'on ne peut guère tirer de conclusions précises de ses observations.

Chatin (1880) observe des faisceaux striés dans le cœur des *Pecten* et spécialement dans le sphincter ventriculaire où il décrit certaines modifications de ces éléments revêtant une forme rameuse dont les branches sont fines et parfois laciniées.

Bela Haller (1884) a observé aussi, dans les parois du ventricule et des oreillettes des Rhipidoglosses marins (*Fissurella costaria*, *Haliotis*, *Trochus*, *Turbo rugosus*), des fibres musculaires striées anastomosées en réseaux, mais il n'a pas décrit les particularités de cette striation (Taf. VI, fig. 25). Un peu plus tard (1890), il constate que le cœur de *Cypræa testudinaria* L.

1. Après avoir dit que l'existence de granulations régulièrement ordonnées dans les fibres simule une véritable striation, ce que d'autres auteurs avaient également reconnu (**Leydig**, **Müller**. **Keferstein**), **Dogiel** déclare que « la striation dépend du groupement différent des granulations dans la substance contractile et que par suite la striation plus ou moins prononcée des fibres dépend du degré de leur contraction ou de leur relâchement ». — C'est dire que la substance contractile n'est pas striée elle-même et il en arrive à émettre la singulière idée suivante : « La différence de structure des muscles lisses et striés chez les animaux élevés peut, je crois, être expliquée par l'inégale énergie des contractions des deux intra-vitam. Si, dit-il, il était possible d'exciter les muscles lisses pour les faire contracter énergiquement comme les muscles du squelette, il est vraisemblable qu'ils présenteraient la même image microscopique que les derniers. »

est constitué comme celui des Rhipidoglosses. Il est bon de faire remarquer que ce que cet auteur considérait comme des fibres à noyaux sous-sarcolemmiques, sont en réalité des travées ou faisceaux de fibres (Taf. VI, fig. 21, 22 et 25). J'ajoute qu'il est d'ailleurs facile d'isoler, de ces prétendues fibres (travées), des fibres rameuses et à branches en partie anastomosées qui sont munies de noyaux propres situés dans leur colonne sarcoplasmique axiale.

En outre, dans une note de la page 65, **Bela Haller** déclare que les fibres musculaires ramifiées manquent à beaucoup de Bivalves. Chez l'Anodonte et l'*Unio*, il n'a rencontré que des fibres allongées et fusiformes, alors que chez le *Pecten*, il existe des fibres rameuses comme chez les Rhipidoglosses. Les observations que j'ai faites sur les premiers Mollusques contredisent absolument les assertions de cet auteur et j'en suis réduit à supposer que des dissociations plus ou moins complètes ayant produit des ruptures artificielles, ont pu l'induire en erreur. Je viens de dire que ces prétendues fibres chez les Rhipidoglosses sont en réalité des faisceaux de ces éléments vrais.

Marshall (1888), à l'aide de préparations au chlorure d'or reconnaît l'existence du réseau caractéristique des fibres striées dans le cœur de la Patelle mais n'obtient qu'à peine une légère indication de ce réseau avec le cœur de l'Anodonte [1].

A la suite de conclusions différentes d'histologistes tels que **Blanchard, Engelmann, Paneth, Schwalbe,** sur la véritable nature des striations observées dans la musculature des Mollusques, **H. Fol,** dans deux notes à l'Académie des sciences (1888 *a*) et (1888 *b*), puis dans un ouvrage classique (1896), déclare que les descriptions de ces striations sont dues à des erreurs d'interprétation et que la véritable striation transversale n'existe chez aucun de ces animaux (en particulier dans le cœur des Céphalopodes). Selon lui, les exemples de cette structure que l'on a cru montrer dans cet embranchement [2] se rapportent en réalité à des

1. Ce résultat peut s'expliquer, car les fibres striées de l'Anodonte sont du type simple (sans disque mince *Dm* ou Z) et précisément le chlorure d'or n'imprègne que ces disques minces et les espaces interfibrillaires de la plupart des auteurs (véritables fibrilles pour **Marshall, Melland, Van Gehuchten,** etc.).

2. Cœur des Céphalopodes, muscle de la masse buccale des Céphalophores

fibres lisses à fibrilles enroulées en hélice, dont le pas peut être très faible et qui simulent de véritables fibres striées transversalement. Dans la deuxième note, il reconnaît cependant qu'une véritable striation transversale existe dans le muscle adducteur du *Pecten* et une véritable striation oblique (striure à chevrons) dans le muscle adducteur des Limes. Devant de telles contradictions, et aucun nouveau travail n'ayant été publié sur ce sujet, il n'est pas étonnant que dans la plupart des ouvrages classiques récents il n'y ait que des descriptions très vagues des fibres cardiaques des Mollusques. En effet, il n'est mentionné qu'une colonne sarcoplasmique axiale granuleuse renfermant les noyaux et une écorce contractile dont la structure n'est pas indiquée [1].

Lang (1900) considère ces fibres comme étant lisses, probablement parce que la vraie nature de leur striation apparente ne lui paraissait pas suffisamment établie. La question méritait donc d'être reprise complètement et avec les méthodes plus perfectionnées dont dispose actuellement l'histologie.

Prenant (1901) après avoir fait remarquer que le terme « striée » n'a pas reçu une acception univoque et qu'il a servi à désigner des structures différentes, distingue, après **Haswell** [2], deux catégories bien distinctes de fibres striées : les unes (type simple) sont formées de fibrilles hétérogènes, c'est-à-dire constituées par des disques alternativement clairs et sombres ou isotropes et anisotropes [3] tandis que les autres (type composé) présentent en outre, dans les disques clairs ou isotropes, des membranes transversales dont les plus importantes sont les disques minces d'Amici ou membranes de Krause (*Dm* ou *Z*). **Prenant** a observé des fibres striées du type simple dans les muscles de nageoires des Hétoropodes et des Ptéropodes, siphon des Céphalopodes, muscles adducteurs des Acéphales.

1. **Boutan L.**, *Zoologie descriptive, anatomie, histologie et dissection des formes typiques d'Invertébrés*, t. II, p. 377, Paris, O. Doin, 1900.

Guiart J., Même ouvrage, p. 447.

2. A comparative study of striated muscle. *Quart. Journ. of micr. Science*, vol. XXX, 1889.

3. Ces fibres ont été décrites d'abord par **H. v. Jhering** (*Morphol. Jahrb.*, Bd IV, 1878, p. 140), dans les muscles de la masse buccale du Chiton et elles ont été rencontrées par **Wackwitz** (*Zool. Beiträge*, Bd III, 1891) dans les muscles des nageoires de certains Hétéropodes et Ptéropodes.

Salpa zonaria, de *Sagitta* et dans le cœur d'*Helix pomatia* (coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine). Les fibres striées du type composé n'existeraient d'après lui qu'exceptionnellement chez les Invertébrés en dehors des Arthropodes.

Dans une note plus récente (1903) **Prenant** confirme ses premières conclusions; mais, ayant constaté comme **Haswell** l'existence d'une, deux ou plusieurs membranes transversales dans les fibres musculaires de la trompe des Syllidiens et celle de disques minces *Z* dans les bandes claires du muscle adducteur de *Pecten varius*, il se demande si ces membranes, plus ténues encore, n'existent pas dans toutes les fibres striées du type simple où on ne les distingue cependant pas dans les meilleures conditions d'observation (*Salpa zonata*, *Sagitta*).

Schneider (1902) décrit les fibres musculaires du cœur de l'Anodonte comme des éléments cylindroïdes, ramifiés à leurs extrémités, formés d'un axe sarcoplasmique développé et entouré de fibrilles lisses.

Dans le ventricule du Poulpe (1904), j'ai pu établir l'existence de fibres rameuses dont les branches sont incomplètement anastomosées en réseau et constituées sur le type des fibres cardiaques des Vertébrés inférieurs ou des embryons des Vertébrés supérieurs. Leur très mince écorce contractile est formée de fibrilles striées du type composé (avec disques minces *Dm* ou *Z*), mais dont les éléments sont au moins deux fois plus développés que chez celles des Arthropodes et des Vertébrés. Pendant que je continuais mes recherches chez les Gastéropodes et les Acéphales ainsi que sur les muscles adducteurs de ces derniers Mollusques, parurent deux notes de MM. **Vigier** et **Mader**.

Vigier (1904 *b*) déclare que « le myocarde ne paraît pas avoir, chez tous les Mollusques, une structure uniforme ». Dans le cœur de Mollusques appartenant à des classes différentes, il dit avoir observé « des fibres musculaires présentant tantôt une simple apparence striée, tantôt une véritable striation ».

Il n'indique pas les Mollusques chez lesquels il a observé une simple apparence de striation, mais il décrit les fibres du cœur de l'*Anodonta anatina* et de *Mytilus edulis* où une véritable striation existe. D'après lui, ces fibres ont la forme de longs fuseaux

effilés à leurs extrémités et présentant souvent des ramifications. Leur axe sarcoplasmique granuleux, très développé, renferme plusieurs noyaux, et il est revêtu d'une seule assise de très fines fibrilles striées du type simple (sans disques minces *Dm* ou *Z*)[1]. Grâce à l'obligeance de M. **Vigier** qui a bien voulu mettre à ma disposition le cliché des figures qu'il a données dans sa communication, j'ai pu reproduire ici ces figures.

Cet auteur annonce en outre que **Fred Vlès**, au cours de recherches qu'il poursuit actuellement chez les Lamellibranches, a observé une striation analogue chez *Gryphea angulata*.

Mader (1904 *c*), au contraire, affirme que les fibres du cœur de la Nasse, tout en ayant l'apparence d'une striation simple

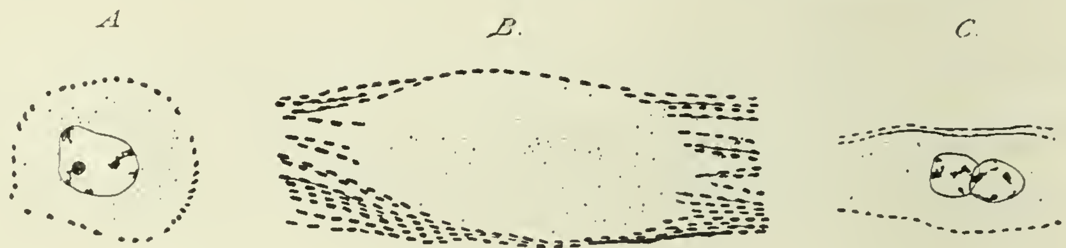


Fig. 1. — Fibres musculaires du cœur des Acéphales. — A. Coupe transversale (*Anodonta*). B. Coupe oblique (*Anodonta*). C. Coupe longitudinale (*Mytilus*). (D'après P. Vigier, structure des fibres musculaires du cœur chez les Mollusques, *C. R. Ac. Sciences*, 13 juin 1904).

(sans disques minces) transversale ou oblique, ont en réalité une écorce constituée par des fibrilles enroulées en hélice, à pas plus ou moins faible, ainsi que **Fol** l'avait admis.

Dès que j'eus connaissance de ces notes, et bien que mes recherches ne fussent pas encore complètement achevées, j'en publiai les premiers résultats (1904 *d*). Mes conclusions étaient alors les suivantes :

1° Les fibres cardiaques des Acéphales et des Gastéropodes forment un réseau incomplet, c'est-à-dire hérissé de branches aveugles, non anastomosées, comme chez les Vertébrés inférieurs et les Céphalopodes.

2° Examinées après dissociation dans l'acide azotique à 20 p. 100, ces fibres paraissent tantôt nettement striées transversalement (Escargot, Haliotide, Huître, *Pecten*, etc.), tantôt doublement striées obliquement par suite de l'existence de fibrilles homogènes enroulées en hélice (*Lutraria elliptica*, *Car-*

1. **Schneider** (1902) y avait observé seulement des fibrilles lisses.

dium norvegicum, *Solen*, etc.). Dans le premier cas, il s'agit soit de fibrilles striées du type composé (Haliotide, *Pecten*), soit de fibrilles striées du type simple (Escargot, Huître) dont les éléments situés au même niveau forment des bandes transversales alternativement claires et sombres. Dans le second cas, il s'agit encore de fibrilles striées du type simple, mais dont les éléments correspondants sont situés à des niveaux différents et disposés d'une façon analogue à celle des marches d'un escalier tournant. De la sorte, la vision simultanée des parties situées sur les faces supérieure et inférieure d'une fibre produit l'illusion de la double striation oblique caractéristique des fibres à fibrilles enroulées en hélice. Dans les deux cas, il s'agit en effet de parties de réfringences inégales et disposées en hélices alternantes et contiguës. Mais dans l'un, ces parties sont des fibrilles homogènes séparées par des espaces à peine plus larges tandis que dans l'autre, elles sont constituées par les éléments d'une assise de fibrilles contiguës hétérogènes et à peu près d'égale épaisseur. J'avais attribué précisément à l'absence de disques minces, destinés à unir latéralement les fibrilles à des niveaux correspondants, la possibilité pour celles-ci d'avoir leurs éléments correspondants placés soit au même niveau, soit à des niveaux différents.

Enfin, alors que mon travail allait être livré à l'impression, parurent deux notes de MM. **P. Vigier** et **F. Vlès** (1904 *e* et 1904 *f*) sur la structure des fibres musculaires cardiaques des Mollusques. Je ne les analyserai pas ici, ayant à y revenir dans mon exposé proprement dit.

Au sujet de la présence d'un endothélium tapissant des cavités du cœur des Mollusques, les auteurs ne sont pas non plus tous d'accord. La très grande majorité admet qu'il n'existe pas d'endothélium tapissant la cavité du ventricule et celle des oreillettes, tandis qu'il y en a un très net à la surface interne des petites artères. Il existerait cependant un endothélium dans l'aorte de l'Escargot d'après **Keferstein** (1862) et dans les veines pulmonaires du même animal d'après **Darwin** (1876) ; mais les recherches récentes de **Bergh** (1898) sur les vaisseaux des Pulmonés contredisent ces dernières données. Cet auteur explique ainsi la

présence de prétendues cellules endothéliales à la surface interne des petites artères : « La paroi interne du cœur et des gros vaisseaux est représentée par des fibres musculaires fenêtrées, ordonnées différemment. Plus les branches artérielles deviennent petites, plus ces fibres musculaires se raccourcissent, plus elles s'amincissent comme des cellules épithéliales et prennent le caractère de ces dernières. Dans les ramifications les plus fines, elles présentent dès lors tout à fait le caractère d'un tissu épithélial, d'un endothélium. Ce tissu n'est dès lors pas un véritable endothélium, mais se compose de cellules musculaires transformées ».

Contrairement à tous ces auteurs, **Boutan**[1] signale un endothélium dans l'oreillette, le ventricule et l'aorte de la Patelle et **Guiart**[2] un épithélium pavimenteux tapissant l'oreillette et le ventricule de la Limace rouge. J'ai montré (1904 *a*) qu'il y a un endothélium à la surface des faisceaux de fibres faisant saillie dans la cavité du cœur des Céphalopodes. Chez les autres Mollusques (1904 *d*), j'avais cru également reconnaître l'existence d'un endothélium analogue, mais de nouvelles recherches plus précises et étendues à un plus grand nombre d'espèces, m'ont conduit à modifier un peu ma première manière de voir, ainsi qu'on le verra plus loin. S'il existe certainement des cellules aplaties à la surface des travées cardiaques de ces animaux, il est peu probable, étant donné leur éloignement, qu'elles forment à leur surface un revêtement continu, du moins chez la plupart d'entre eux.

II. — Technique et objets d'étude.

Pour l'étude du cœur des Mollusques, j'ai employé les méthodes qui m'avaient déjà donné de si bons résultats chez les Vertébrés, c'est-à-dire les dissociations par l'acide azotique à 20 p. 100 et les coupes colorées par l'hématoxyline ferrique simple ou l'hématoxyline ferrique éosine, après fixation de l'or-

1. *Zoologie descriptive. Anatomie, histologie et dissection des formes typiques d'Invertébrés*, t. II, p. 377. Paris, O. Doin, 1900.
2. Même ouvrage, p. 447.

gane distendu par le liquide de Zenker et inclusion à la paraffine. Je renvoie pour les détails à mon précédent travail[1].

En outre, pour l'étude du sarcolemme et celle du tissu conjonctif intrafasciculaire, j'ai employé la méthode de la triple coloration à l'hématoxyline ferrique, méthyl-éosine, vert-lumière qui m'a donné les meilleurs résultats. Cette méthode de coloration, déjà employée par M. **Prenant** pour des recherches différentes, est la suivante :

1° Colorer fortement les coupes à l'aide d'une solution aqueuse étendue de méthyl-éosine.

2° Mordancer ces coupes dans la solution d'alun ferrique à 4 p. 100 pendant douze heures, ce qui enlève l'excès de méthyl-éosine.

3° Lavage rapide à l'eau distillée et coloration dans la solution vieille d'hématoxyline à 1/2 p. 100 pendant douze à vingt-quatre heures.

4° Différenciation de cette dernière coloration dans la solution d'alun ferrique.

5° Coloration faible dans une solution aqueuse étendue de vert-lumière.

6° Séchage de la préparation lavée à l'eau distillée et montage au baume.

Les fibres musculaires ont une teinte rose pâle, leurs noyaux et les disques épais une coloration noire et enfin le tissu conjonctif intrafasciculaire, l'endocarde et le sarcolemme, quand ils existent, ont une teinte verte plus ou moins foncée. Les disques minces ont généralement une teinte grisâtre, mais parfois ils prennent comme le sarcolemme une couleur verte qui se fixe également sur les noyaux. J'ajoute que le vert-lumière se superposant plus ou moins à la méthyl-éosine, donne une couleur gris sombre (couleurs complémentaires), de sorte qu'il est nécessaire d'opérer avec des coupes très minces (5 μ au maximum) et de colorer très faiblement avec ces deux couleurs d'aniline.

1. *Recherches sur la structure et le développement comparés des fibres cardiaques dans la série des Vertébrés.* Thèse de la Faculté des sciences de Paris, 1903, et *Annales des Sciences naturelles* (*Zoologie*), 1904.

J'ai examiné les espèces suivantes :

AMPHINEURES.

Acanthochiton fascicularis Lin.

LAMELLIBRANCHES.

FILIBRANCHES.
- *Anomia ephippium* Lin.
- *Mytilus edulis* Lin.
- *Mytilus ungulatus* Lin.

PSEUDOLAMELLIBRANCHES.
- *Pecten maximus* Lin.
- *Chlamys opercularis* Lin.
- *Chlamys varia* Lin. sp.
- *Spondylus gæderopus* Lin.
- *Lima inflata* Chemn.
- *Avicula tarentina* Lamk.
- *Pinna rudis* Lin.
- *Ostrea edulis* Lin.
- *Gryphæa angulata* Lamk.

EULAMELLIBRANCHES.
- *Anodonta cygnea* Lin.
- *Unio margaritana* Lin.
- *Dreissensia polymorpha* Pal.
- *Tellina crassa* Lin.
- *Mactra glauca* Born.
- *Donax trunculus* Lin.
- *Dosinia exoleta* Lin.
- *Tapes decussatus* Lin.
- *Cardium norvegicum* Speng.
- *Isocardia cor* Lin.
- *Psammobia vespertina* Lin.
- *Lutraria elliptica* Lamk.
- *Mya arenaria* Lin.
- *Ensis siliqua* Lin.
- *Solen vagina* Lin.
- *Pholas dactylus* Lin.

GASTÉROPODES.

PROSOBRANCHES.
- *Haliotis tuberculata* Lin.
- *Buccinum undatum* Lin.
- *Cassidaria thyrrena* Chemn.
- *Pterotrachea coronata* Forsk (Hétéropode)

OPISTOBRANCHES.
- *Aplysia depilans* Cuv.
- *Scaphander lignarius* Lin.
- *Hyalæa tridentata* Forsk. (Ptéropode)

PULMONÉS.
- *Arion rufus* Fer.
- *Helix pomatia* Lin.
- *Lymnea stagnalis* Lin.
- *Planorbis corneus* Drah.

CÉPHALOPODES.

DÉCAPODES.	*Sepia officinalis* Lin. *Loligo vulgaris* Lamk. *Loligo media* Lin. *Sepiola Rondeletii* Fer. Orb. *Sepiola atlantica* d'Orb.
OCTOPODES.	*Octopus vulgaris* Lamk. *Eledone moschata* Lamk.

Ces Mollusques ont été recueillis par moi, soit à Saint-Vaast-la-Hougue, soit à Arcachon, ou bien ils m'ont été expédiés du Laboratoire de la première ville à l'état vivant et par les stations zoologiques de Cette et de Naples, après y avoir été fixés suivant mes indications. J'ai pu également me procurer quelques pièces fixées au Collège de France et au Muséum d'histoire naturelle. J'adresse tous mes remerciements aux naturalistes (MM. Calvet, Guérin, Lécaillon, Malard) qui ont bien voulu me procurer des matériaux et m'ont ainsi permis de mener ce travail à bonne fin.

III. — Aspect et structure macroscopique ou texture du cœur.

La texture du cœur est très variable dans les différentes classes de Mollusques.

Acéphales. — Chez les Acéphales, le cœur pris en diastole a un volume assez considérable par rapport à celui du corps, mais en revanche ses parois sont très minces, surtout celle des oreillettes, et sont aussi d'une très grande fragilité. Pour en étudier la texture, il suffit d'étaler à plat un fragment de sa paroi sur une lame porte-objet et de l'examiner à un faible grossissement (obj. 5, ocul. 2)[1].

Cet examen montre que les parois du ventricule et des oreillettes sont constituées par des travées ou faisceaux de fibres, de volume variable, qui se divisent et s'anastomosent successi-

1. A l'état frais, il est assez difficile d'étaler convenablement un fragment de la paroi du cœur, mais on tourne la difficulté en injectant préalablement dans sa cavité, à l'aide de l'aiguille d'une seringue de Pravaz, de l'alcool absolu ou une solution de sublimé, de façon à le distendre complètement et à le fixer dans cette position.

vement les uns avec les autres et s'entre-croisent ainsi en tous sens et dans plusieurs plans. A la périphérie de l'organe, ces faisceaux sont très serrés les uns contre les autres. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de sa surface extérieure, les faisceaux deviennent de plus en plus gros et forment des sortes de cordons plus ou moins saillants dans la cavité du cœur, délimitant des mailles de plus en plus larges. Dans la paroi des oreillettes, ces dernières formations sont à peine développées.

Chez les *Pecten*, les Limes, Mollusques chez lesquels les contractions musculaires sont beaucoup plus actives que chez la plupart des autres Acéphales, et dont le cœur doit par suite fournir une plus grande somme de travail, si les parois du ventricule restent minces, les cordons musculaires saillants dont je viens de parler prennent un plus grand développement et cloisonnent sa cavité dans tous les sens. Ils lui donnent l'aspect d'une sorte d'éponge et le font ressembler au ventricule de la Grenouille. Les oreillettes sont aussi pourvues de ces cordons musculaires, mais ils y sont plus faibles et bien moins nombreux.

Gastéropodes. — Chez les Gastéropodes, les parois de l'oreillette restent minces, mais celles du ventricule atteignent une épaisseur notablement plus grande que chez les Acéphales et prennent une teinte jaune pâle un peu rosée ou même franchement rose (Buccin). Cependant, parmi les espèces examinées, l'Aplysie, l'Haliotide, le *Scaphander* font exception à cette règle et possèdent un ventricule dont les parois sont presque aussi minces que celles des oreillettes des autres Gastéropodes. Chez l'Escargot, la Limace, la Lymnée, la Planorbe, les parois du ventricule sont constituées à peu près comme celles des Poissons et des Saurophidiens, c'est-à-dire par des faisceaux de fibres d'assez fort diamètre, anastomosés en réseaux à mailles plus ou moins développées et formant une sorte d'éponge limitant la cavité centrale qui reste libre. Chez la *Cassidaria*, le Buccin, les parois du ventricule sont plus compactes, mais conservent quand même une assez grande épaisseur, comparable à celle du ventricule des Céphalopodes et elles limitent une assez vaste cavité libre. On peut y distinguer deux couches d'une épaisseur

à peu près égale : l'une externe plus compacte, formée de travées à direction principalement longitudinale et l'autre interne, composée surtout de cordons musculaires assez volumineux, ayant une direction en général circulaire et faisant saillie dans la cavité ventriculaire.

Céphalopodes. — Chez les Céphalopodes, les parois du cœur sont épaisses comme chez la plupart des Gastéropodes, mais beaucoup plus compactes. Il en résulte que le sang ne pouvant arriver directement au contact des faisceaux musculaires pour en assurer la nutrition, il s'y développe des vaisseaux sanguins comme chez les Vertébrés. **Milne-Edwards** en effet, dans ses belles recherches sur la circulation du Poulpe [1], a décrit chez ce Mollusque, une petite artère issue de l'artère nourricière de la branchie droite et qui se ramifie dans la paroi du cœur (p. 345 et Pl. XIII). Il figure même une petite veine à la surface de cet organe (Pl. XIV), mais n'en parle pas dans le texte. Cette disposition existe aussi chez les autres Céphalopodes puisque j'ai observé également chez eux des vaisseaux dans la paroi du cœur.

Dans la couche externe compacte de cette paroi, les faisceaux musculaires ont une orientation assez régulière, tandis qu'à sa face interne ils s'entre-croisent dans tous les sens et forment de légères saillies, ce qui fait ressembler cette dernière à celle de l'oreillette d'un petit Mammifère. Les faisceaux de la région compacte sont répartis au moins en deux couches qui ont successivement, de dehors en dedans, les directions circulaire et longitudinale. Les faisceaux de la région interne sont plus ou moins développés suivant les espèces (plus développés chez le Calmar que chez l'Elédone, le Poulpe et la Seiche) et ils affectent le plus souvent des directions sensiblement longitudinales. Chez le Poulpe, il existe en outre à la face interne du cœur un grand repli musculo-membraneux en forme de croissant qui s'insère sur plus des trois quarts de la circonférence d'une section et cloisonne incomplètement sa cavité en deux loges [2].

1. Observations sur la circulation. Troisième article : De l'appareil circulatoire du Poulpe. *Annales des Sciences natur.* (*Zoologie*), t. III, p. 341, 1845.

2. Cette formation, représentée déjà par **Cuvier** [(1817), Pl. II, fig. 4], a été bien décrite par **Milne-Edwards** (Travail cité précédemment, p. 342). J'ai reproduit

« Chacune de ces loges, d'après Milne-Edwards, correspond à l'un des troncs branchio-cardiaques, et donne naissance à une portion du système artériel ; l'aorte ascendante ou céphalique a son origine vers la partie supérieure de la loge droite (l'animal étant supposé couché sur la face ventrale du corps), tandis que l'aorte abdominale et l'artère ovarienne ou testiculaire ont leur origine dans la loge gauche. La communication est assez facile entre ces deux moitiés du cœur pendant la diastole ; mais lorsque cet organe se contracte fortement, il ne doit plus en être de même,

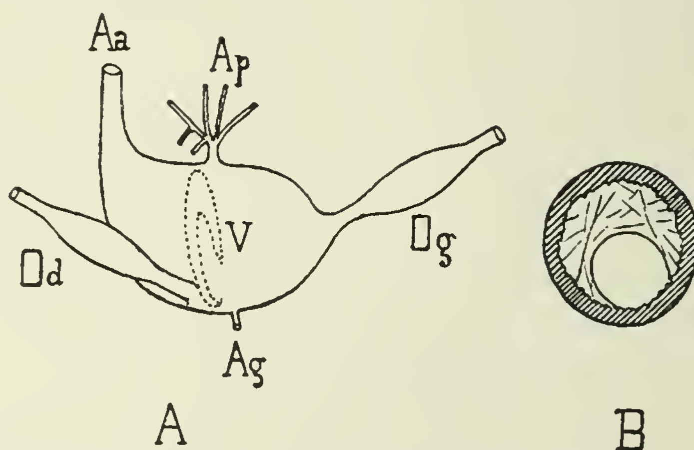


Fig. 2. — A. Cœur d'*Octopus vulgaris* fixé en extension (état correspondant à la diastole) et vu presque latéralement en grandeur naturelle. — *Aa*, aorte antérieure ou céphalique. — *Ap*, aorte postérieure se divisant en cinq petites branches. — *Ag*, artère génitale. — *Od* et *Og*, oreillettes droite et gauche. — *V*, valvule vue en perspective et représentée en pointillé. — B. Coupe transversale du même cœur faite parallèlement à la valvule. On voit que cette valvule oblitère environ les deux tiers de la section du cœur.

et alors le sang qui vient de la branchie droite doit pénétrer presque en totalité dans l'aorte céphalique, tandis que le sang arrivant de la branchie gauche doit être poussé en majeure partie dans les vaisseaux propres à la portion postérieure et ventrale de la masse viscérale. » Cette opinion de Milne-Edwards est parfaitement exacte, car j'ai constaté, sur un cœur fixé en extension (diastole), que cette sorte de valcule a une section à peu près égale aux deux tiers de celle de son cercle d'insertion aux parois ventriculaires (fig. 2).

Quelle doit être maintenant l'utilité de cette division de la cavité du ventricule en deux portions presque indépendantes lors de la systole ? Je crois qu'elle est d'assurer l'arrivée du

la description de cet auteur, dont j'ai pu contrôler l'exactitude, dans le but d'établir la raison d'être de sa disposition, ainsi qu'on va le voir.

Dans le cœur d'*Eledone moschata* dont la forme est très voisine de celui d'*Octopus vulgaris*, ce repli musculo-membraneux n'existe pas.

sang en quantité suffisante dans les artères de petit calibre issues directement du cœur.

En effet, si cette sorte de cloison n'existait pas lors de la systole ventriculaire, presque tout le sang passerait dans l'aorte antérieure volumineuse et dont les parois sont très extensibles, tandis qu'il n'en arriverait que très peu dans l'aorte postérieure beaucoup plus petite et qui se divise presque immédiatement en cinq artérioles, ainsi que dans l'artère génitale[1]. Cette hypothèse est corroborée par ce fait que chez la Seiche et les Sépioles où les artères issues du cœur offrent une disposition

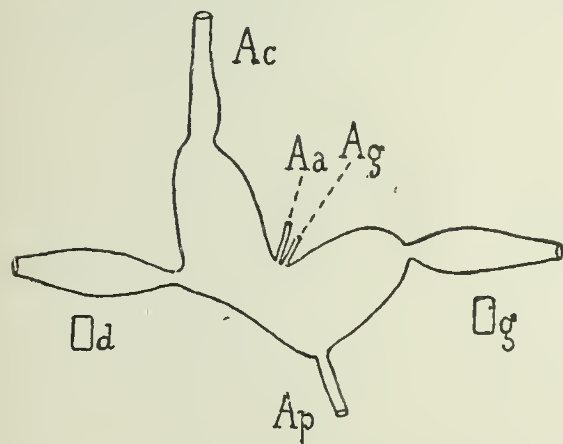


Fig. 3. — Cœur de *Sepia officinalis* fixé en extension et représenté en grandeur naturelle. — *Ac*, aorte céphalique. — *Ap*, aorte postérieure. — *Aa*, aorte antérieure. — *Ag*, artère génitale. — *Od* et *Og*, oreillettes droite et gauche.

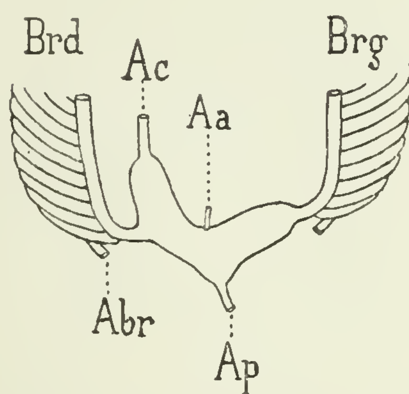


Fig. 4. — Cœur d'un *Loligo vulgaris* de 20 centimètres de long, non compris les bras de préhension, représenté en grandeur naturelle. — *Aa*, *Ac*, *Ap*, comme dans la figure 3. — *Abr*, artère branchiale. — *Brd*, *Brg*, branchies droite et gauche. Les oreillettes n'existent pas.

analogue mais où cette cloison incomplète n'existe pas, cet organe présente un rétrécissement dans une position correspondante, bien visible dans le cœur fixé en diastole et qui joue le même rôle (fig. 3). Dans le cœur de Seiche fixé dans un état correspondant à la systole, le diamètre intérieur de cette région dépasse à peine un millimètre. Chez les Calmars, le cœur a une forme analogue à celui des Seiches et des Sépioles, mais le rétrécissement en question est un peu moins marqué, peut-être en raison du développement assez grand de l'aorte postérieure (fig. 4).

Quant aux oreillettes, ce sont de simples renflements fusiformes des veines branchiales dont ils offrent d'ailleurs la

1. Cela est d'autant plus vrai que le sang lancé dans l'aorte antérieure, ne peut revenir au cœur à cause de la présence d'une valvule à l'origine de cette artère, tandis qu'aucune formation analogue n'existe à l'origine des deux autres artères.

structure ainsi qu'on le verra plus loin. Chez les Calmars dont le corps est étroit, les oreillettes n'existent pas, et les veines branchiales, larges, pénètrent dans le cœur presque immédiatement dès leur sortie des branchies sans présenter de renflement appréciable[1].

Remarques.

1° Ainsi qu'on vient de le voir, l'épaisseur et la compacité des parois du cœur chez les Mollusques augmentent quand on passe des Acéphales aux Gastéropodes et enfin aux Céphalopodes. Il est intéressant de chercher la raison d'être de cette disposition anatomique.

Chez les Céphalopodes, le grand développement des parois du cœur tient certainement à l'existence d'un réseau capillaire complet entre les artères et les veines et qui crée une résistance plus considérable au mouvement du sang que ne le feraient de simples lacunes. Cette résistance est en effet accusée par la pression assez élevée qu'a le sang dans les grosses artères de ces Mollusques. **Frédéricq** (1878) a constaté que cette pression dans l'aorte céphalique d'un Poulpe vigoureux de grande taille atteint la valeur énorme de 105 centimètres de sang ($d = 1,059$) ou 8 centimètres de mercure. Il y a lieu de noter encore que, malgré cette pression élevée du sang dans les grosses artères, la circulation de ce liquide est favorisée par la contractilité des vaisseaux, même les plus petits, qui sont animés de battements rythmiques.

Chez les Gastéropodes et les Acéphales, les capillaires sont remplacés par des lacunes et d'autre part l'activité des seconds est largement comparable à celle des premiers[2], de sorte qu'il est difficile de dire pourquoi la paroi du cœur des premiers est beaucoup plus épaisse que celle des seconds. Il est très possible que la configuration des lacunes joue un rôle

1. **Milne-Edwards** (Observations sur la circulation chez les Mollusques. *Ann. des Sc. nat.*, 3e série, t. VIII, 1847, p. 57) avait déjà observé ce fait, mais il rapporte que **Doyère** vit battre les régions correspondantes des veines branchiales chez de jeunes animaux dont les tissus étaient encore transparents. Cela n'a rien d'étonnant puisque **Frédéricq** a observé des battements dans tous les vaisseaux du Poulpe qui ont la même structure.

2. *Cardium* et *Pecten* avec Buccin et Escargot par exemple.

important dans la plus ou moins grande résistance qu'éprouve le sang à circuler; mais, pour trancher la question, il faudrait faire une étude comparative spéciale de ces lacunes chez ces deux groupes de Mollusques et mesurer en outre la pression du sang dans leurs grosses artères.

Quelle que soit d'ailleurs la valeur de cette première cause, il en est une autre qui ne me semble pas négligeable, mais que je ne signale ici qu'à titre de simple hypothèse, n'ayant pu l'appuyer sur un assez grand nombre d'observations : c'est la nécessité de la persistance de la circulation chez le Mollusque en état de défense. L'Acéphale menacé ferme plus ou moins rapidement les valves de sa coquille à l'aide de la contraction de ses muscles adducteurs, après avoir rétracté son pied et ses siphons s'il y a lieu. Mais, même dans ce dernier cas, les différentes parties de son corps ne subissent que d'assez faibles modifications dans leur position respective. Chez le Gastéropode qui se rétracte dans une coquille contournée en hélice conique, il en est tout autrement. Les différentes parties de son corps subissent des changements de position notables, entraînant eux-mêmes des coudures dans les vaisseaux ou sinus, ce qui nécessite une plus grande dépense de force de la part du cœur pour le maintien de la circulation du sang. Chez l'Haliotide, le *Scaphander lignarius* qui ne se rétractent pas dans leur coquille et chez l'*Aplysia depilans* qui en est dépourvue, j'ai constaté que le cœur a des parois très minces, fait qui vient à l'appui de mon hypothèse. J'ai constaté aussi que chez l'Escargot, les parois du ventricule sont un peu plus épaisses que chez la Limace rouge de même taille, bien que ces deux Mollusques aient des genres de vie très voisins. Comme je n'ai malheureusement pas eu à ma disposition un assez grand nombre d'espèces de Gastéropodes pour faire des comparaisons, je ne puis dire s'il s'agit d'une disposition générale ou de cas particuliers et je laisse à d'autres le soin de trancher cette question d'une façon définitive.

2° On peut se demander si les travées du cœur des Mollusques se comportent en tous points comme celles des Vertébrés inférieurs et vont s'insérer quelque part par des extrémités effilées?

Je n'ai jamais réussi à observer des travées terminées par des extrémités effilées ou obtuses, malgré les nombreuses dissociations que j'ai faites. Celles-ci doivent avoir en général la forme de courbes fermées, anastomosées les unes avec les autres, et former aux poches cardiaques une enveloppe constituée à peu près comme le filet d'un ballon auquel est suspendue la nacelle, ou le filet entourant la poire la plus mince d'un pulvérisateur. Les travées qui arrivent au niveau des divers orifices se continuent sur un court trajet, soit dans la paroi des oreillettes, soit dans celle des vaisseaux qui y aboutissent ou en partent (veines branchiales, artères). D'ailleurs, il est bon de faire remarquer que le cœur des Mollusques ne renferme point de tissus fibreux pouvant donner insertion à ces travées et que partout on trouve du tissu musculaire avec quelques rares cellules conjonctives.

IV. — Structure microscopique du cœur.

La paroi du cœur des Mollusques est formée, comme chez les Vertébrés, par trois couches de tissus qui sont, en allant de dehors en dedans : l'épithélium péricardique, les travées musculaires ou myocarde et enfin l'endothélium qui est plus ou moins complet. Nous allons les décrire successivement chez les trois ordres de Mollusques.

1° *Épithélium péricardique.*

Chez les Acéphales et les Gastéropodes, l'épithélium péricardique est constitué par une assise de cellules aplaties, surtout chez les premiers, à protoplasma peu abondant et dont les noyaux font saillie dans la cavité du même nom. Cet épithélium a été représenté pour le ventricule fixé en extension modérée chez le *Pecten maximus* (Pl. XXI, fig. 20) et chez l'Escargot (Pl. XXI, fig. 41).

Chez beaucoup d'Acéphales, les cellules péricardiques recouvrant les oreillettes acquièrent dans certaines régions plus ou moins étendues une hauteur plus grande, prolifèrent parfois

pour donner des sortes de bourgeons qui font paraître villeuse la surface de ces organes et accomplissent des fonctions sécrétoires. Ces cellules modifiées ont été décrites surtout par **Grobben** aux travaux duquel je renvoie le lecteur [1] et par **Cuénot** (1899) qui a étudié leur propriété sécrétoire. Je me borne à signaler les espèces chez lesquelles ces auteurs ont constaté l'existence de ces éléments [2].

Arca Noæ.	*Pecten opercularis.*
Dreissensia polymorpha.	*Pectunculus pilosus.*
Lima inflata.	*Pinna nobilis.*
Meleagrina margaritifera.	*Pholas dactylus.*
Mya truncata.	*Scrobicularia piperata.*
Ostrea cristata.	*Solen vagina.*
— *edulis.*	*Spondylus gæderopus.*
Pecten Jacobæus.	*Unio pictorum.*
— *maximus.*	*Venus verrucosa.*

Je dois dire enfin que, chez l'Anomie dont le cœur est situé en dehors de la cavité générale, il n'existe pas de péricarde, mais cette fine membrane est remplacée par deux ou trois assises de cellules à protoplasma renfermant des granulations hématoxylinophiles et munies de noyaux arrondis. Cette membrane protectrice assez épaisse forme des villosités lorsque le cœur a été fixé en rétraction (Pl. XXI, fig. 21).

Chez les Céphalopodes, l'épithélium péricardique est constitué par une assise de cellules d'assez grande dimension, intimement unies par leurs faces latérales, si bien que leurs limites sont en général inappréciables [3]. Elles renferment un noyau ovalaire situé près de leur face libre qui est limitée par une cuticule plus ou moins développée. Le protoplasma de ces cellules est finement granuleux et ces granulations sont assez souvent alignées en files, surtout dans leur partie basilaire.

1. Grobben C. Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten, *Arbeit. a. d. Zool. Instit. d. Univ. Wien.* Bd VII, 1886.

2. Les villosités auriculaires de certains Gastéropodes (Fissurelle, Haliotide, Troque, *Turbo*) sont constituées par des plis de la paroi de ces organes revêtus par un épithélium péricardique plat ordinaire d'après **Grobben** (Die Pericardialdrüse der Gastropoden. *Arbeit. a. d. Zool. Instit. d. Univ. Wien.* Bd IX. 1890). On ne doit donc pas les considérer comme les homologues de celles des Acéphales et précisément, les expériences de **Cuénot** (1899) ont montré que les cellules épithéliales péricardiques modifiées des Gastéropodes ne paraissent pas jouer de rôle dans l'excrétion.

3. Cela a lieu dans les coupes perpendiculaires à leur surface libre, mais dans les coupes tangentielles, les limites cellulaires sont nettement marquées par des lignes noires tranchant sur le fond gris du protoplasma.

Chez les Calmars, l'Élédone, le Poulpe et les Sépioles, la cuticule est très mince et se présente avec une coloration plus foncée que le protoplasma (Pl. XXII, fig. 5). Chez la Seiche, les cellules péricardiques ont une dimension notablement plus grande que chez les Céphalopodes précédents et leur cuticule, d'une épaisseur notable est très finement striée et moins colorée que le protoplasma (Pl. XXII, fig. 1). Quand la différenciation de la coloration à l'hématoxyline ferrique n'a pas été poussée très loin, elle simule parfois une véritable bordure en brosse par la netteté de ses bâtonnets.

Chez les Acéphales, les Gastéropodes et les Céphalopodes Décapodes (Calmar, Seiche, Sépiole), l'épithélium péricardique repose directement sur les fibres musculaires[1]. Chez les Céphalopodes Octopodes (Élédone, Poulpe), il repose au contraire sur une couche assez épaisse de tissu conjonctif lâche.

Cet épithélium subit, dans une partie de la surface des oreillettes, chez la Seiche, des modifications intéressantes dont il sera question plus loin (Voy. Oreillettes du cœur des Céphalopodes).

2° *Myocarde.*

Le myocarde est constitué d'une façon analogue à celle que j'ai décrite chez les Vertébrés inférieurs et chez les jeunes embryons des Vertébrés supérieurs, c'est-à-dire par des faisceaux de fibres ou travées musculaires de diamètre variable, plus ou moins serrées les unes contre les autres et entre-croisées dans tous les sens.

Chez les Acéphales, les travées ont un faible diamètre et sont ordonnées d'une façon très lâche les unes par rapport aux autres. Chez les Gastéropodes, elles ont un diamètre plus considérable et sont plus serrées les unes contre les autres, surtout à la périphérie du cœur, mais sans jamais cependant constituer une membrane continue. Enfin, chez les Céphalopodes, les travées arrivent au contact les unes des autres, sont

1. Il existe cependant, surtout chez les Céphalopodes Décapodes, quelques cellules conjonctives qui, de distance en distance, les séparent des fibres musculaires.

unies par des cellules conjonctives et constituent une paroi compacte comme chez les Vertébrés supérieurs, irriguée par des vaisseaux nourriciers spéciaux. Ces vaisseaux, même lorsqu'ils ont un faible diamètre, sont entourés d'une mince couche de fibres striées.

Contrairement aux affirmations de certains auteurs, il faut noter le très faible développement du tissu conjonctif dans le cœur des Acéphales et des Gastéropodes, lequel n'est représenté que par quelques cellules rameuses intrafasciculaires. Chez les Céphalopodes, en plus des cellules conjonctives intrafasciculaires, il en existe encore d'autres périfasciculaires et chez les Céphalopodes Octopodes, une couche assez épaisse de tissu conjonctif lâche, située sous le péricarde, entoure complètement le ventricule.

Chez les Céphalopodes Décapodes, les faisceaux de fibres musculaires sont disposés en couches assez régulièrement orientées, tandis que chez les Céphalopodes Octopodes, cette régularité est moins grande.

Voici le relevé des couches de travées musculaires que l'on trouve dans la partie moyenne du ventricule chez les uns et chez les autres.

SEICHE.	CALMAR.	SÉPIOLE.
Couche circulaire (très mince).	*absente.*	*absente.*
1. Couche longitudinale (épaisse). 2. Couche circulaire (épaisse). 3. Couche formée de travées à direction irrégulière (généralement longitudinale) faisant saillie dans la cavité du ventricule (peu développée).	1. Couche longitudinale (assez mince). 2. Couche circulaire (épaisse). 3. Couche analogue à celle de la Seiche mais très développée.	1. Couche longitudinale (mince). 2. Couche circulaire (épaisse). 3. Couche analogue à celle des deux autres Céphalopodes mais peu développée.

Poulpe.	Elédone.
1. Couche de tissu conjonctif lâche (assez mince).	1. Couche de tissu conjonctif lâche (assez mince).
2. Couche de travées circulaires (épaisse).	2. Couche de travées circulaires (assez mince).
3. Couche de travées longitudinales (épaisse).	3. Couche de travées longitudinales (épaisse).
4. Couche de travées circulaires (épaisse).	4. Couches de travées circulaires (plus épaisse).

5. Couche de travées à direction irrégulière (généralement longitudinale) faisant saillie dans la cavité du ventricule (peu développée).

a) Constitution des travées musculaires cardiaques. — Depuis les recherches de **Lebert**, de **Leydig**, de **Müller** et surtout de **Weismann**, on sait que les travées musculaires cardiaques des Mollusques, regardées auparavant comme des formations simples, sont en réalité des faisceaux d'éléments beaucoup plus petits, les fibres. Presque tous les auteurs ont décrit ces fibres cardiaques comme des cellules fusiformes plus ou moins allongées et contenant un noyau situé dans le sarcoplasma axial. Seuls, **Leydig**, **Chatin**, **Vigier** et surtout **Weismann** avaient observé que ces cellules pouvaient présenter des ramifications.

A la suite de nombreuses dissociations du cœur des différents Mollusques, à l'aide de l'acide azotique à 20 p. 100, j'ai constaté que les fibres constitutives des travées sont en réalité des éléments plus ou moins rameux dont les branches, de grosseurs différentes, s'anastomosent avec celles des fibres voisines, ou bien se terminent librement, soit par des extrémités longuement et régulièrement effilées, soit plus rarement par des extrémités un peu obtuses[1]. Je n'ai jamais réussi, chez aucun des Mollusques que j'ai examinés, à isoler une seule fibre sous forme d'un fuseau simple ou même d'un fuseau rameux, car toujours, une ou plusieurs de ces branches présentaient des traces indiscutables de ruptures artificielles (Pl. XX).

De la sorte, j'en arrive à conclure que les travées musculaires cardiaques des Mollusques sont constituées absolument comme celles du cœur des Vertébrés inférieurs (Poissons, Batraciens et Reptiles), c'est-à-dire qu'elles sont formées *par des fibres mus-*

1. Les extrémités un peu obtuses sont sûrement naturelles, mais les extrémités très longuement effilées doivent probablement s'anastomoser avec des extrémités analogues de fibres voisines.

culaires d'un faible diamètre, anastomosées en un réseau très compliqué à mailles plus ou moins allongées, mais qui est hérissé de branches aveugles plus ou moins nombreuses, de forme et de longueur variées.

Tantôt les fibres se laissent isoler sur de grandes longueurs sans présenter de ramifications (Céphalopodes, Escargot, Buccin, *Pecten*, *Psammobia vespertina*, *Lutraria elliptica*, *Solen*, etc.), tantôt au contraire elles émettent fréquemment des branches libres et surtout anastomotiques (Anodonte, *Unio*, *Dosinia exoleta*, Huître, *Mya arenaria*, Pholade, etc.) (Pl. XX).

b) Structure des fibres cardiaques. — L'aspect des fibres cardiaques des Mollusques, dissociées et examinées directement, est des plus variable. Chez l'Anodonte, l'*Unio*, la Moule, la Dosinie, etc., même avec un fort grossissement, ces fibres paraissent formées d'une colonne sarcoplasmique axiale très développée, plus ou moins finement granuleuse, renfermant les noyaux et entourée par une mince écorce contractile sans structure. Cet aspect peut même s'observer dans certaines parties des fibres d'autres Mollusques où cependant on réussit à voir une striation de l'écorce assez nette. Chez le Buccin, l'Escargot, l'Huître, la Lymnée et surtout chez l'Haliotide, les *Pecten*, les différents Céphalopodes, l'écorce contractile paraît plus ou moins nettement striée transversalement. Enfin chez les *Cardium*, les Lutraires, les Pholades, les *Solen*, les Tellines, etc., parfois même chez l'Escargot, les fibres ressemblent en général à celles de la partie vitreuse des muscles adducteurs de la plupart des Acéphales, c'est-à-dire qu'elles paraissent doublement striées obliquement, comme si leur écorce contractile était formée de fibrilles homogènes enroulées en hélice (Pl. XX). Il faut ajouter d'ailleurs que l'on peut observer tous les intermédiaires entre la double striation oblique et la véritable striation transversale, suivant que les bandes claires et sombres qui se croisent forment un angle plus ou moins voisin de 180°, et que l'un des systèmes de ces bandes est beaucoup plus visible que l'autre. Nous verrons plus loin comment la structure fine de l'écorce contractile permet de comprendre pourquoi les fibres

cardiaques des Mollusques offrent les aspects si différents qui ont été représentés dans la planche XX, aspects qui avaient conduit les anciens auteurs à admettre des structures très différentes pour ces fibres.

La position des noyaux qui peut encore être reconnue par cet examen direct est variable. En général lorsque les fibres ont un assez grand diamètre et contiennent une colonne sarcoplasmique développée, les noyaux paraissent axiaux (Anodonte, Escargot, Limace, *Unio*, *Mya arenaria*, Pholade, *Psammobia vespertina*, *Tellina crassa*, etc., et tous les Céphalopodes); mais ils peuvent paraître aussi latéraux, c'est-à-dire en dehors de l'écorce contractile (Buccin, *Pecten maximus*, *Lutraria elliptica*). Lorsque les fibres ont un faible diamètre, les noyaux paraissent également latéraux (Huîtres, *Solen*). Enfin, les noyaux paraissent être tantôt axiaux, tantôt latéraux, dans les fibres cardiaques de *Cardium norvegicum* et de *Dosinia exoleta* (Pl. XX).

Si la méthode des dissociations permet de reconnaître les formes exactes des fibres musculaires cardiaques des Mollusques, les anastomoses de leurs branches, la position de leurs noyaux, elle est absolument impuissante à mettre en évidence leur fine structure et particulièrement celle de leur écorce contractile. La raison de ce fait, c'est que ces fibres ont une colonne sarcoplasmique axiale très développée dont les granulations masquent très souvent la structure de leur écorce contractile qui est très mince. Des fibres ayant des écorces contractiles de structure identique, donnent en effet des images très diverses, suivant l'abondance, la régularité de grosseur et surtout de position de ces granulations [1]. D'autre part, nous verrons plus loin que des fibres constituées d'une façon très différente peuvent offrir le même aspect à l'examen direct.

1° SUBSTANCE CONTRACTILE. — *Amphineures*. — Chez les Amphineures (*Chiton*), les fibres cardiaques sont mal individualisées. Les coupes transversales des travées montrent seulement de

1. Des granulations régulières et régulièrement disposées peuvent en effet simuler une véritable striation ainsi que certains auteurs l'avaient déjà reconnu (**Müller, Keferstein**), striation que **Leydig** et **Dogiel** croyaient véritable. Je l'ai constaté en particulier dans les fibres cardiaques de *Mya arenaria*.

petites colonnettes musculaires pleines et des noyaux dans le sarcoplasma granuleux (fig. 5).

Peut-on considérer ces formations comme de véritables fibres? Avec Vigier et Vlès (1904 *f*), je suis d'avis qu'il faut attendre de nouvelles recherches avant de pouvoir se prononcer avec certitude. Cependant, avec des pièces fixées seulement par l'alcool absolu, j'ai pu observer parfois que les noyaux, au lieu de paraître indépendants des colonnettes musculaires, étaient



Fig. 5. — Cœur de *Chiton*; coloration à l'hématoxyline ferrique éosine; gr. = 1 200 diam. — 1, fibrilles homogènes. 2, fibrilles hétérogènes du type simple. 3, fibrilles hétérogènes du type composé. 4, coupes transversales de colonnettes et de rubans fibrillaires. 5, sarcoplasma et noyau. 6, amœbocyte. (D'après Vigier et Vlès, 1904 *f*.)

accolés ou même placés dans une échancrure de ces dernières comme cela s'observe dans les fibres de certains Gastéropodes (Buccin, *Cassidaria*) (Pl. XXI, fig. 36). Comme d'autre part les rétractions de fixation peuvent séparer des parties primitivement en contact, je crois qu'on peut admettre que quelques-unes au moins de ces colonnettes sont de véritables fibres. L'étude des fibres des Acéphales, comme on va le voir, semble confirmer cette opinion. D'après Vigier et Vlès, les colonnettes musculaires sont formées de fibrilles striées, soit du type simple, soit du type composé. J'ai tout lieu de supposer que ces fibrilles striées qu'ils considèrent comme étant du type simple,

sont en réalité des fibrilles du type composé, dont les disques minces ont été complètement décolorés lors de la différenciation à la laque ferrique, ou bien qui ont été fixées en contraction complète.

Acéphales. — Chez la plupart des Acéphales que j'ai étudiés (sauf l'Anodonte, l'*Unio*, la Moule, la Pinne, la Pholade, le *Tapes*), les fibres paraissent également mal individualisées comme chez le *Chiton*. Les colonnettes musculaires sont très petites (1 à 5 μ) et formées en général d'une seule assise de fibrilles entourant un protoplasma ayant plus d'affinité pour la laque ferrique que le sarcoplasma général dans lequel elles sont plongées. Chez les Limes, ces colonnettes ont par places deux assises de fibrilles (Pl. XXI, fig. 7, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17 et 18).

Par suite de la petitesse des colonnettes musculaires, les noyaux, assez volumineux, paraissent toujours en être indépendants. Parfois les noyaux sont au centre d'espaces clairs limités par une assise de petites colonnettes musculaires assez régulièrement disposées et l'on peut admettre que leur ensemble constitue une fibre (Mye, Lime, Anomie).

Chez le *Cardium norvegicum*, le *Pecten maximus*, la Lime et l'Huître, il arrive parfois même que des noyaux sont accolés et en partie entourés par un groupe de colonnettes musculaires (Pl. XXI, fig. 15).

Dans les travées, outre le sarcoplasma et les noyaux des fibres, il existe des cellules conjonctives rameuses qui forment des cloisons plus ou moins apparentes. Les parties des travées ainsi limitées comprennent des groupes de colonnettes musculaires accompagnées parfois de noyaux; elles doivent être considérées comme des fibres. En effet, si après macération dans l'acide azotique à 20 p. 100, l'on dissocie des fragments du cœur des Mollusques ayant cette structure, on isole des fibres parfois assez volumineuses, comprenant sûrement plusieurs colonnettes musculaires et dont les noyaux sont tantôt entre ces dernières, tantôt à leur périphérie. La triple coloration à l'hématoxyline ferrique, méthyl-éosine, vert-lumière, m'a permis de limiter très nettement des fibres dans les coupes transversales des travées chez le *Cardium*, les *Pecten*, la Lime

(Pl. XXVI, fig. 10 et 12). Je dois dire cependant n'avoir pas toujours réussi à obtenir cette limitation chez tous les Acéphales et que d'ailleurs, chez certains d'entre eux (Huître), on n'isole par les dissociations probablement que des colonnettes musculaires ramifiées et anastomosées les unes avec les autres.

Chez l'Anodonte, l'*Unio*, la Moule, la Pinne, la Pholade, le Tapès, les fibres paraissent au contraire bien individualisées et elles sont constituées par une colonne sarcoplasmique axiale plus ou moins développée contenant les noyaux, autour de laquelle est une écorce contractile plus ou moins épaisse. Le sarcoplasma renferme des granulations très fines, ou au contraire assez grosses et dont la grande affinité pour la laque ferrique gêne beaucoup l'observation de la striation et de la disposition des fibrilles (*Unio*, Anodonte). Chez l'Anodonte, l'*Unio*, le Tapès, l'écorce contractile n'est formée que par une seule assise de fibrilles (Pl. XXI, fig. 3, 5 et 12). Chez la Pholade, elle comprend plusieurs assises de fibrilles irrégulièrement disposées (Pl. XXI, fig. 9).

Les fibrilles striées, en général du type simple, sont parallèles à l'axe de la fibre (Anodonte, *Unio*, Anomie, *Cardium*, *Donax*, Dreissène, Isocarde, Mactre, Moule, Pholade, Pinne, Tapès). La hauteur de l'élément musculaire est très petite et varie entre 0 μ 7 et 1 μ 8. Des fibrilles striées du type composé existent chez les *Pecten*, les Limes, les Huîtres, les *Solen* (*Ensis siliqua*) et peut-être même chez la Dreissène et le Spondyle. La hauteur de l'élément musculaire est plus grande que pour le type simple et elle varie entre 1 μ et 3 μ 75.

Les détails de la striation des fibrilles sont souvent d'une observation difficile. Quand le cœur a été fixé en rétraction libre, les fibrilles striées du type composé ont pris le plus souvent la structure correspondant à l'état de contraction complète et il devient impossible d'y distinguer les disques épais qui ont semblé disparaître, puisque leur substance chromatique s'est appliquée contre les disques minces qui semblent épaissis et dont l'ensemble simule une série de courts disques épais séparés par de simples bandes claires. L'inversion de la striation, caractéristique d'une contraction incomplète, est bien plus

rarement réalisée que chez les Vertébrés. Je ne l'ai observée que chez la Lime (Pl. XXI, fig. 19) et l'Huître. Quand le cœur a été fixé en extension, les disques minces peuvent ne pas apparaître nettement, parce que les fibrilles, ayant une affinité générale assez grande pour la laque ferrique, ces derniers tranchent peu sur les bandes claires si la différenciation a été faible, ou sont décolorés comme elles si la différenciation a été plus complète. Les disques minces se présentent, dans les coupes colorées à la laque ferrique, sous forme de petits points grisâtres, parfois très peu distincts, et presque jamais sous forme de courts traits transversaux comme chez les Céphalopodes, les Vertébrés et même certains Gastéropodes. Ils ne paraissent pas unir transversalement les fibrilles entre elles, car dans les fibrilles contiguës, ils sont souvent situés à des niveaux différents[1], ce qui, surtout dans les fibres fixées en contraction, produit l'illusion d'une double striation oblique ainsi que je vais le dire bientôt.

En raison des grandes difficultés d'observation des disques minces, même dans les fibres fixées en extension, et de ce que je n'ai pu examiner certaines d'entre elles que fixées en rétraction libre, conditions dans lesquelles ils n'apparaissent pas en général (ils sont noyés par la substance chromatique des disques épais qui est venue s'appliquer contre eux), je me demande si des disques minces très ténus n'existeraient pas dans les fibres cardiaques de certains des Acéphales et des Gastéropodes chez lesquels je n'ai pas encore pu les observer.

1. Cette constatation n'est pas en opposition avec la conception que les auteurs ont du rôle des disques minces dans les fibres des Vertébrés, à savoir que ce sont des pièces de charpente élastiques destinées à unir transversalement les fibrilles d'une fibre ou au moins d'une colonnette musculaire. En effet, chez ces derniers animaux, les disques minces ne sont pas formés d'une seule substance. Par la coloration à l'hématoxyline au vanadate d'ammoniaque de **M. Heidenhain**, les disques minces d'une fibre se présentent en lignes bleu foncé s'étendant sans interruption d'un bord à l'autre de la fibre en donnant insertion au sarcolemme, alors que par la coloration à l'hématoxyline ferrique, ils se présentent sous forme de séries de courts traits noirs transversaux, situés au même niveau, mais interrompus dans l'intervalle des fibrilles ou seulement unis par des lignes colorées en gris très pâle. Dans les fibres des Acéphales, les parties ayant de l'affinité pour la laque ferrique et situées dans les fibrilles (parties fibrillaires), existeraient seules, alors que les sortes de membranes transversales, s'étendant non seulement à travers les fibrilles, mais encore dans leurs intervalles et présentant les mêmes réactions que le sarcolemme (parties sarcoplasmiques) n'existeraient pas.

Les disques épais paraissent en général homogènes, cependant j'ai pu, dans certains cas (*Lutraria elliptica*), y distinguer une fine strie claire de Hensen.

Assez fréquemment, chez l'Anodonte, la Pholade, les *Cardium*, le *Donax*, la Lutraire, la Mactre, les *Solen*, le Tapès, les fibrilles paraissent enroulées en hélice d'un pas en général assez grand et l'ensemble des disques clairs et sombres situés dans un même plan forme une sorte de damier oblique très élégant. Ce damier est surtout bien apparent quand les fibres ont été fixées en contraction et que ces parties claires et sombres sont petites et très rapprochées les unes des autres (Pl. XXI, fig. 8). C'est bien là la soi-disant double striation oblique des auteurs, mais dont la production serait due à une autre cause qu'ils ne l'avaient supposé. Les observations suivantes, faites principalement chez *Ensis siliqua*, m'ont conduit à admettre une autre interprétation de cette apparence de double striation oblique, au moins dans la plupart des cas.

1° Avec une faible différenciation de la laque ferrique, que les fibres aient été fixées en extension ou en rétraction libre, les fibrilles, d'apparence homogène, se montrent parallèles à leur axe.

2° Lorsque les fibres ont été fixées en extension, avec une différenciation un peu plus forte de la laque ferrique, on peut voir que dans certaines régions, les éléments correspondants des fibrilles ne sont pas situés au même niveau, mais alternent au contraire d'une fibrille à l'autre.

3° Si, dans les mêmes conditions de coloration, les fibres ont été fixées en rétraction, les courts disques sombres des fibrilles voisines, disposés en séries alternantes, donnent l'illusion d'une double striation oblique, alors que, en des régions voisines de la même fibre, les éléments correspondants de ces mêmes fibrilles, situés au même niveau, donnent l'apparence d'une striation transversale ordinaire.

Ces divers faits, et spécialement le passage assez brusque d'une striation doublement oblique à une striation transversale et vice versa, ne peuvent guère s'interpréter par la transformation de fibrilles héliçoïdales en fibrilles rectilignes disposées

suivant les génératrices des fibres, mais bien par un changement insignifiant dans les positions relatives des éléments correspondants des fibrilles voisines, lesquels ne sont pas unis par des membranes transversales comme chez les Vertébrés.

Je croyais même que des fibrilles héliçoïdales n'existaient chez aucun Acéphale. Mais, chez l'Anodonte, l'examen des fibres de grand diamètre munies d'une seule assise de fibrilles, peu serrées les unes contre les autres, m'a permis de voir qu'il existe véritablement des fibrilles hétérogènes qui sont enroulées en hélice d'un très grand pas. L'apparence est celle d'une double striation oblique produite d'une part par les lignes fibrillaires étroites, et d'autre part par les séries de disques sombres des fibrilles voisines disposées en bandes obliques (Pl. XXI, fig. 1). Dans les fibres de plus faible diamètre, la vision simultanée des portions de fibrilles héliçoïdales situées sur les deux faces opposées de la fibre produit encore l'illusion d'une double striation oblique, de même nature que celle que l'on observe dans la partie vitreuse des muscles adducteurs des Acéphales (Pl. XXI, fig. 2)[1].

Cette dernière observation me fait supposer que des fibrilles hétérogènes héliçoïdales pourraient bien exister encore dans les fibres cardiaques de quelques Acéphales, d'autant plus que certains Gastéropodes [*Cassidaria thyrrena*, *Nassa* (d'après **Mader**)] en sont pourvus. Mais, je ne puis me prononcer catégoriquement, car les images que j'ai pu observer (Pholade = Pl. XXI, fig. 8) sont tellement petites que l'on peut les interpréter aussi bien avec l'hypothèse de fibrilles hétérogènes héliçoïdales, qu'avec celle de fibrilles hétérogènes parallèles à l'axe de la fibre, mais dont les éléments correspondants des fibrilles voisines sont situés à des niveaux différents.

1. Chez certains de ces Mollusques, j'ai réussi à mettre en évidence, dans les fibres de la partie vitreuse des muscles adducteurs, la structure hétérogène des fibrilles héliçoïdales qui les constituent. Cette constatation est très importante parce qu'elle ruine définitivement la théorie d'**Engelmann** sur la constitution des fibrilles enroulées en hélice, qui d'après lui seraient formées de particules contractiles parallèles à l'axe de la fibre, théorie qui a été admise par **Heidenhain** (Strucktur der Kontraktilen Materie. *Ergeb. d. Anat. u. Entwickl.*, Bd X, 1900, p. 207), pour les fibres musculaires du manteau des Céphalopodes, trouvées non complètement homogènes par **Ballowitz**.

Lorsque les fibrilles sont parallèles à l'axe de la fibre, il peut arriver encore que les séries correspondantes d'éléments musculaires de ces fibrilles soient disposées en lignes héliçoïdales d'un assez faible pas. Dans ces conditions, si les fibres n'ont pas un trop grand diamètre, la vision simultanée des séries d'éléments contractiles de leurs deux faces opposées produit, comme cela s'observe chez certains Gastéropodes et dans la partie vitreuse des muscles adducteurs des Anomies, une autre sorte de double striation oblique (Huître, Escargot) (Pl. XXVI, fig. 15) pour l'explication rationnelle de cette apparence.

En définitive, on voit que l'apparence d'une double striation oblique peut tenir à trois causes différentes :

1° Fibrilles striées du type simple enroulées en hélice avec vision d'un seul plan de la fibre, quand celles-ci ont un assez grand diamètre surtout si elles ont été fixées en contraction (Anodonte, Pholade?).

2° Fibrilles striées du type simple enroulées en hélice avec vision des plans superficiel et profond des fibres lorsque celles-ci ont un faible diamètre (Anodonte, Pholade?).

3° Fibrilles striées du type simple parallèles à l'axe de la fibre, avec éléments correspondants des fibrilles voisines situés à des niveaux différents (*Cardium*, *Donax*, Lutraire, Mactre, *Solen*) ou disposés en bandes héliçoïdales (Huître, Escargot, partie vitreuse des muscles adducteurs d'Anomie).

Gastéropodes. — Chez les Gastéropodes, les travées sont constituées comme chez les Acéphales (Pl. XXI, fig. 24, 26, 28, 31, 34, 35, 38 et 40), mais les fibres sont toujours nettement individualisées et constituées suivant deux types différents :

1° *Colonne sarcoplasmique axiale plus ou moins développée renfermant les noyaux et entourée d'une écorce contractile de fibrilles striées diversement disposées suivant les espèces.* Chez l'*Hyalæa tridentata*, les fibres ont un assez grand diamètre bien que leur écorce ne comprenne qu'une seule assise de fibrilles disposées avec une assez grande régularité (Pl. XXI, fig. 40). Chez les Pulmonés, le *Scaphander*, l'écorce comprend plusieurs assises de fibrilles irrégulièrement disposées (Pl. XXI, fig. 28, 31 et 34). Chez l'Haliotide, l'Aplysie, les fibrilles de

l'écorce sont groupées par petits paquets à la périphérie du sarcoplasma (Pl. XXI, fig. 35 et 38).

2° *Colonne sarcoplasmique libre, en général très réduite, autour de laquelle sont réparties irrégulièrement plusieurs assises de fibrilles, plus serrées à la périphérie que vers le centre.* Les noyaux ne pouvant être contenus dans la colonne sarcoplasmique, par suite de sa réduction, sont situés complètement en dehors d'elle, parfois cependant dans une fente de l'écorce contractile (Cassidaire, Buccin) (Pl. XXI, fig. 24 et 25). Je rappelle que cette dernière disposition s'observe parfois chez le *Chiton* (Pl. XXI, fig. 36).

En somme, au point de vue morphologique, ces deux types de fibres sont comparables, les premières aux fibres cardiaques des Vertébrés, les secondes aux fibres des muscles volontaires des mêmes animaux.

Les fibrilles striées appartiennent en général au type simple et sont identiques à celles que l'on trouve chez la plupart des Acéphales (Pl. XXI, fig. 22, 23, 27, 29 et 30). Cependant, chez l'Haliotide, le Buccin et l'*Hyalæa tridentata*, j'ai pu constater nettement l'existence de fibrilles striées du type composé dont la hauteur de l'élément musculaire est plus grande que celle des Vertébrés $h = 2\,\mu\,8$ à $3\,\mu\,5$ (Pl. XXI, fig. 25, 37 et 39).

Les fibrilles striées du type simple sont presque toujours parallèles à l'axe de la fibre et leurs éléments correspondants sont disposés en bandes transversales. Parfois cependant, chez l'Escargot, ces éléments sont disposés en bandes héliçoïdales, comme cela arrive chez quelques Acéphales, ce qui fait paraître une sorte de double striation oblique dans les fibres de faible diamètre (Pl. XXI, fig. 30). Chez le *Cassidaria thyrrena* et chez la Nasse (d'après Mader, 1904 *c*), ces fibrilles sont souvent enroulées en hélice (Pl. XXI, fig. 23). Chez le premier Mollusque, ces fibrilles sont très fines et leur hétérogénéité est difficile à bien mettre en évidence (Pl. XXI, fig. 22 et 23). Mader ne l'a pas observée chez la Nasse. Lorsque les fibres ont été fixées en contraction, elle est nettement visible (Pl. XXI, fig. 22).

Remarque. — Chez les Acéphales et les Gastéropodes, il peut

arriver que les éléments des fibrilles affectent des dispositions relatives différentes, non seulement dans des fibres distinctes, mais encore dans les régions voisines d'une même fibre. Là ils sont ordonnés en bandes transversales; plus loin, en bandes héliçoïdales; ailleurs ils alternent dans les fibrilles contiguës et même enfin ils se disposent un peu irrégulièrement. La possibilité de ces modifications dans la disposition des éléments musculaires des fibrilles, due à ce que ces dernières ne sont pas unies à des niveaux correspondants par des membranes transversales comme chez les Vertébrés, explique les aspects si variés que présentent les fibres cardiaques de ces Mollusques, dissociées ou colorées dans les coupes.

Céphalopodes. — Chez tous les Céphalopodes, les fibres cardiaques sont constituées sur le premier type décrit chez les Gastéropodes et qui se retrouve encore chez quelques Acéphales, mais la disposition des fibrilles dans l'écorce contractile se présente sous deux aspects bien différents.

Chez les Décapodes, les fibres, dont la section est circulaire ou elliptique, sont constituées par une colonne sarcoplasmique assez développée, finement granuleuse, renfermant les noyaux et entourée par une seule assise de fibrilles disposées avec une grande régularité (Pl. XXII, fig. 2, 3 et 4).

Chez les Octopodes, les fibrilles, au lieu d'être réparties à la surface de la fibre en une seule assise régulière, y sont groupées en petites colonnettes musculaires de forme et de grosseur irrégulières et irrégulièrement disposées. Dans les coupes transversales des travées, les fibres apparaissent en général très mal limitées. On voit seulement autour d'espaces clairs, contenant parfois des noyaux (colonnes sarcoplasmiques axiales), de petits paquets de fibrilles de forme et de grosseur irrégulières et irrégulièrement placées, qu'il est le plus souvent difficile d'attribuer à telles ou telles fibres voisines (Pl. XXII, fig. 7). En quelques points des préparations, on réussit cependant à rencontrer quelques fibres assez bien limitées, surtout si l'on n'a pas poussé trop loin la différenciation de la laque ferrique. D'ailleurs, la méthode des dissociations montre qu'il existe bien chez ces Mollusques des fibres nettement individua-

lisées, puisque l'on peut isoler, sur de grandes longueurs, des fibres rameuses munies de noyaux axiaux (Pl. XX, fig. 16) [1].

Les fibrilles striées des colonnettes musculaires sont du type composé et la hauteur de leurs éléments musculaires est plus grande que dans les fibrilles correspondantes des Vertébrés et de tous les autres Mollusques qui en sont pourvues; elle atteint 5 μ. Ces fibrilles paraissent plus grosses et ont une affinité générale plus grande pour la laque ferrique que celles des Vertébrés, si bien qu'il est parfois difficile de différencier nettement leurs différentes parties. Enfin, leurs disques minces sont très développés et ont pour la laque ferrique une affinité presque aussi grande que les demi-disques épais terminaux.

Le tableau suivant donne, par comparaison avec les Vertébrés, les dimensions des diverses parties des fibrilles striées du Poulpe fixées en extension.

	Fibrilles cardiaques des Vertébrés.	Fibrilles cardiaques d'*Octopus vulgaris*.
	—	—
Disque épais (*De*) ou (*Q*)..........	1μ,2	2μ,5
Disque mince + deux bandes claires (*Dm*) + 2 (*Bc*) ou (*Z*) + 2 (*J*)........	0μ,8	2μ,5
Total...............	2μ,0	5μ,0

2° Sarcoplasma. — Le sarcoplasma des fibres cardiaques est en général très rétractile et souvent il forme après fixation une mince couche finement granuleuse, adhérente aux fibrilles quelle que soit leur disposition (Anodonte, *Pecten*, Huître, Pholade, Mactre, etc.). Quand les fibres ont une écorce contractile périphérique, qui les délimite nettement, la plus grande partie du sarcoplasma forme souvent une colonne centrale contenant les noyaux et séparée de l'écorce par un espace vide plus ou moins considérable. Il arrive parfois que le sarcoplasma, au lieu d'être finement granuleux, renferme beaucoup de grosses granulations dont l'affinité pour la laque ferrique est malheureusement très grande, ce qui gêne beaucoup l'observation de la disposition et de la fine structure des fibrilles (Anodonte, *Unio*, Tapès, *Pecten*, Escargot, Limace, etc.). Chez les Céphalopodes,

1. Ces fibres ont une certaine analogie avec celles de l'Haliotide, mais leurs colonnettes musculaires sont plus grosses et plus irrégulièrement disposées que chez ce dernier Mollusque.

les granulations sarcoplasmiques sont assez fines et ont peu d'affinité pour l'hématoxyline ferrique; elles gênent rarement l'observation de la striation des fibrilles.

3° Noyaux. — Les noyaux des fibres cardiaques des Mollusques rappellent beaucoup ceux des fibres cardiaques des Vertébrés. Ils ont la forme d'ellipsoïdes plus ou moins allongés, mais très rarement assez pour prendre l'aspect de bâtonnets.

Ils sont riches en substance chromatique qui y est répartie en une membrane enveloppe et en granulations irrégulières paraissant indépendantes les unes des autres ou bien formant quelquefois une sorte de réseau.

La position des noyaux est variable dans les fibres ainsi qu'on vient de le voir. Je dois dire que dans les coupes transversales de faisceaux de fibres mal ou même non individualisées et constitués par des colonnettes musculaires creuses, irrégulièrement réparties dans le sarcoplasma, il est parfois difficile ou même impossible de distinguer les noyaux des fibres des noyaux des cellules conjonctives. Souvent, les noyaux des cellules conjonctives sont plus petits et situés dans les points où les colonnettes musculaires sont le moins serrées les unes contre les autres. La méthode de triple coloration à l'hématoxyline ferrique, méthyléosine et vert-lumière permet cette distinction lorsqu'elle est bien réussie, car le protaplasma des cellules conjonctives, est coloré en vert, alors que le sarcoplasma a conservé une teinte rosée.

4° Sarcolemme. — Existe-t-il un véritable sarcolemme autour des fibres cardiaques des Mollusques? Quand les fibres paraissent bien limitées en coupes transversales et sont constituées soit par une écorce de fibrilles entourant la colonne sarcoplasmique axiale contenant les noyaux, soit par des paquets de fibrilles ne laissant en leur centre qu'une faible quantité de sarcoplasma et à la périphérie desquels sont accolés les noyaux, on peut affirmer qu'il existe au moins une sorte de pellicule différenciée très mince à la surface de l'écorce contractile (Anodonte, Pholade, Escargot, Limace, Cassidaire, Buccin, etc.). Cette pellicule prend plus fortement l'éosine que la masse du sarcoplasma et se colore en vert foncé ainsi que le protoplasma des cellules

conjonctives intrafasciculaires par la triple coloration à l'hématoxyline ferrique, méthyl-éosine, vert-lumière (Pl. XXVI, fig. 12 et 13). Chez les Céphalopodes et surtout l'Hyale à trois dents, il s'agit d'un sarcolemme absolument comparable à celui des fibres cardiaques des Vertébrés supérieurs. Il se présente en effet, par la triple coloration précédemment indiquée, sous la forme d'arceaux élégants, insérés au niveau des disques minces périphériques de la fibre (Pl. XXI, fig. 39 et Pl. XXVI, fig. 14).

Quand les fibres paraissent mal limitées et sont constituées par de petites colonnettes musculaires creuses placées irrégulièrement avec les noyaux dans le sarcoplasma, comme cela arrive chez la plupart des Acéphales, il est difficile de se prononcer catégoriquement. Cependant, je suis très porté à croire que les lignes vert foncé qui entourent les groupes de colonnettes musculaires sont des formations dépendant des cellules conjonctives intrafasciculaires et analogues aux manchons pellucides entourant les fibres cardiaques des Vertébrés supérieurs [1] (Pl. XXVI, fig. 10).

Résumé. — En résumé, la méthode des coupes colorées permet de reconnaître dans le cœur des Mollusques trois types de fibres musculaires :

1° Des fibres constituées par une colonne sarcoplasmique axiale plus ou moins développée et renfermant les noyaux, laquelle est entourée par une écorce contractile plus ou moins épaisse, formée par des fibrilles striées affectant diverses dispositions. Elles rappellent les fibres cardiaques des Vertébrés inférieurs ou celles des embryons des Vertébrés supérieurs. On les trouve chez l'Anodonte, l'*Unio*, la Pholade, les *Cardium*, l'Haliotide, l'Aplysie, le *Scaphander*, etc., les Pulmonés, les Ptéropodes et les Céphalopodes.

2° Des fibres constituées par un sarcoplasma très finement granuleux dans lequel sont réparties plus ou moins régulièrement des fibrilles striées. Dans ces fibres qui rappellent assez celles des muscles adducteurs de certains Acéphales (*Pecten*, Anomie), il n'existe que peu ou pas de sarcoplasma axial libre

1. Renaut J. et Regaud Cl., *Revue générale d'histologie.* Le myocarde, par J. Renaut et J. Mollard, t. I, fasc. 2, p. 358. Storck, Lyon et Paris, 1905.

et les noyaux sont situés à leur périphérie, en général un peu enfoncés dans une sorte d'échancrure de la masse fibrillaire. On les trouve chez quelques Gastéropodes (Buccin, *Cassidaria*) et chez le *Chiton*, du moins dans un certain nombre de fibres.

3° Enfin des fibres peu ou pas individualisées et dont les faisceaux ou travées qu'elles constituent se présentent, dans les coupes transversales, comme une masse de sarcoplasma renfermant les noyaux qui y sont répartis très irrégulièrement et dans lequel sont plongées des colonnettes musculaires creuses de dimensions variables, ne comprenant le plus souvent qu'une assise de fibrilles. On les trouve chez beaucoup d'Acéphales, *Pecten*, Limes, Huîtres, *Solen*, Mactre, Anomie, Nucule, etc.

Les deux premières catégories de fibres, à part les ramifications qu'elles émettent et les anastomoses qu'elles reçoivent, sont très bien individualisées. On les distingue toujours nettement dans les coupes transversales et parfois même aussi dans les coupes longitudinales des faisceaux ou travées qu'elles constituent par leur association. Il n'en est pas du même pour les fibres de la troisième catégorie et, par l'examen des coupes transversales de travées, il est impossible de dire à quelles fibres appartiennent des colonnettes musculaires voisines.

Dans les fibres du premier type, ce fait peut aussi se produire quand l'écorce de fibrilles est constituée par des colonnettes musculaires creuses disposées un peu irrégulièrement (Haliotide, Elédone, Poulpe). Mais, avec une faible différenciation de la coloration à l'hématoxyline ferrique, les colonnettes appartenant aux mêmes fibres forment de petites surfaces distinctes et plus fortement colorées en noir que les espaces qui les séparent. D'ailleurs, quand on dissocie un fragment du cœur de ces derniers Mollusques, on isole des fibres rameuses munies de noyaux axiaux, tandis que, en faisant la même opération avec ceux qui sont pourvus de fibres de la troisième catégorie, on n'isole généralement que des colonnettes musculaires également rameuses et auxquelles adhèrent des noyaux. Vigier et Vlès (1904 *f*) ont hésité avec raison, à donner le nom de fibres à ces colonnettes musculaires de forme et de dimension variables, entre lesquelles sont répartis irrégulièrement les noyaux. Cependant,

ainsi que je l'ai dit, la méthode de triple coloration à l'hématoxyline ferrique, méthyl-éosine, vert-lumière, m'a permis de délimiter parfois nettement des groupes de colonnettes musculaires constituant des fibres. Ces limites, colorées en vert foncé, ne sont probablement que de fines ramifications des cellules conjonctives intrafasciculaires analogues aux manchons pellucides qui entourent les fibres cardiaques des Vertébrés supérieurs (Pl. XXVI, fig. 10).

Cette constatation m'amène à supposer que la première et la troisième catégorie de fibres que j'ai distinguées sont probablement reliées entre elles par des intermédiaires, intermédiaires qui existent aussi entre la première et la seconde.

Quoi qu'il en soit, dans ces trois catégories de fibres, les fibrilles striées sont ou bien du type simple, c'est-à-dire formées de disques clairs et sombres alternants sans disques minces (*Dm*) ou (*Z*) (la plupart des Acéphales et des Gastéropodes) ou bien du type composé, c'est-à-dire avec disques minces dans le milieu des bandes claires (*Chiton*, Lime, *Pecten*, Haliotide, Buccin et tous les Céphalopodes). Il est bon de noter enfin que les fibrilles striées du type simple et celles du type composé, prises autant que possible dans les mêmes conditions [1] sont

1. Il est absolument nécessaire, dans les mensurations, de tenir compte de l'état dans lequel était le cœur au moment de la fixation (distendu par une injection = position correspondant à la diastole ou rétracté = position correspondant à la systole). Chez le même Mollusque, et pour des cœurs fixés dans ces deux positions, les nombres obtenus peuvent varier au moins dans le rapport de 1 à 2. Il va sans dire que la même remarque s'applique aux mensurations des fibres elles-mêmes. Je dois ajouter que si pour les fibres à fibrilles striées du type composé on peut reconnaître parfois l'état dans lequel la fixation a été effectuée, il n'en est pas de même dans le cas des fibres à fibrilles striées du type simple.

En effet, j'ai constaté (travail cité au début de cet article) que la contraction plus ou moins complète entraîne les modifications de structure suivantes des fibrilles striées du type composé.

Relâchement	=	Disques minces peu apparents, strie claire de Hensen visible.
Contraction incomplète	=	Disques minces épaissis et disques épais amincis, c'est-à-dire inversion apparente de la striation.
— complète	=	Disparition complète des disques épais faisant apparaître une striation simple et serrée.

Dans le cas de fibrilles striées du type simple, la contraction entraîne simplement une diminution de la hauteur des disques sombres. On voit donc que les fibrilles striées du type composé et celles du type simple, à l'état de contraction complète, donnent les mêmes images, si bien qu'il faut faire grande attention avant de se prononcer sur leur structure exacte (Voy. p. 523).

plus ou moins fines et ont leurs éléments constitutifs (disque sombre + disque clair avec ou sans disque mince) de dimensions assez variables ainsi que cela ressortira du tableau suivant.

Les variations assez importantes de la dimension des éléments musculaire des fibrilles du même Mollusque, prises dans le même état, semblent montrer que ces formations sont douées d'une plus grande élasticité que chez les Vertébrés où jamais je n'ai constaté que des variations peu importantes.

Tableaux résumant la structure des fibres cardiaques et indiquant les dimensions de leurs parties constitutives.

Fibres du premier et du deuxième type, nettement individualisées.

Noms des mollusques	Diamètre moyen des fibres en microns (μ)	Dimensions moyennes des noyaux en microns (μ)	Disposition des fibrilles striées	Nature des fibrilles striées, type simple = T. S., type composé = T. C.	Hauteur de l'élément musculaire en microns (μ)	État dans lequel le cœur a été fixé
Premier type = Colonne sarcoplasmique axiale plus ou moins développée et renfermant les noyaux.						
A. — Une assise de fibrilles autour de la colonne sarcoplasmique.						
Anodonta cygnea......	10	8×1	parallèles à l'axe de la fibre ou enroulées en hélice de pas très grand.	t. s.	1,8	extension.
Unio margaritana.....	9	7,5×3	id.	t. s.	1,5	demi-extens.
Tapes decussatus......	5,5	6,5×3	parallèles à l'axe de la fibre, parfois avec éléments correspondants des fibrilles voisines situés à des niveaux différents. — Peut-être hélicoïdales.	t. s.	1,7	extension.
Mytilus ungulatus.....	6,5	7×2,5	parallèles à l'axe de la fibre.	t. s.	1,3	demi-extens.
Pinna rudis..........	7	8×3	id.	t. s.	1,5	id.
Hyalæa tridentata....	13	13×6	id.	t. c.	2,5	rétraction libre.
Ptérotrachea coronata.	11	10×4	id.	t. s.	1,3	id.
Loligo vulgaris.......	7	14×3	id.	t. c.	2,5	demi-extens.
Sepia officinalis.......	7	14×5	id.	t. c.	4 à 5	extension.
Sepiola Rondelettii....	6	9×2	id.	t. c.	2	rétraction libre.
B. — Une ou plusieurs assises de fibrilles disposées irrégulièrement autour de la colonne sarcoplasmique.						
Helix pomatia........	8	20×3,5	parallèles à l'axe de la fibre, parfois avec éléments correspondants des fibrilles situés à des niveaux différents ou disposés en bandes hélicoïdales.	t. s.	1,8	extension.
Arion rufus...........	10	10×3,5	id.	t. s.	1,6	demi-extens.
Scaphander lignarius.	10	13×4	id.	t. s.	1,7	extension.
Pholas dactylus.......	7	8×2,5	Comme chez *Tapes decussatus*.	t. s.	1,7	id.
C. — Fibrilles disposées en colonnettes creuses autour du sarcoplasma.						
Aplysia depilans......	11	14×4,5	parallèles à l'axe de la fibre.	t. s.	1,3	rétraction libre.
Haliotis tuberculata...	6	8×3,5	id.	t. c.	2,8 à 3,2	extension.
Eledone moschata.....	8	15×4,5	id.	t. c.	4 à 5	id.
Octopus vulgaris......	7	16×4	id.	t. c.	4 à 5	id.
Deuxième type = Colonne sarcoplasmique libre très réduite ne renfermant pas les noyaux.						
Buccinum undatum....	7	14×5	parallèles à l'axe de la fibre, parfois avec éléments correspondants des fibrilles situés à des niveaux différents.	t. c.	3,5	extension.
Cassidaria thyrrena...	9	13×5	Le plus souvent enroulées en hélice.	t. s.	2,5	id.
Acanthochiton fascicularis...............	4,5	8×2	parallèles à l'axe de la fibre.	t. c.	2,9 à 3,1	(d'après Vigier et Vlès)

Fibres du troisième type, mal ou même non individualisées. Travées constituées par de petites colonnettes creuses disposées irrégulièrement dans un sarcoplasma renfermant les noyaux.

NOMS DES MOLLUSQUES	DIAMÈTRE MOYEN EN MICRONS (μ) des fibres.	DIAMÈTRE MOYEN EN MICRONS (μ) des colonnettes musculaires.	DIMENSIONS MOYENNES DES NOYAUX EN MICRONS (μ)	DISPOSITION DES FIBRILLES	NATURE DES FIBRILLES STRIÉES, TYPE SIMPLE = T. S.; TYPE COMPOSÉ = T. C.	HAUTEUR DE L'ÉLÉMENT MUSCULAIRE EN MICRONS (μ)	ÉTAT DANS LEQUEL LE CŒUR A ÉTÉ FIXÉ
Tapes decussatus..	5,5	3 × 1,5	6,5 × 3	(Voir plus haut)	t. s.	1,7	extension.
Acanthochiton fascicularis.........	4,5	3 × 1	8 × 2	parallèles à l'axe de la fibre.	t. c.	2,9 à 3,1	id.
Pecten maximus..	7	5 × 2	7 × 2	id.	t. c.	1.6 à 3,75	id.
P. opercularis....	»	4 × 2	6 × 3,5	id.	t. c. ?	1,3 à 1,6	rétraction libre.
P. varius.........	»	4 × 1,5	4,5 × 2,5	id.	t. c. ?	0,7 à 1,3	id.
Lima inflata......	8	5 × 2,5	5 × 2	id.	t. c.	0,8 à 2,8	id.
Spondylus gæderopus.............	»	4 × 2	4,5 × 3.5	id.	t. c. ?	1,5	id.
Ostrea vulgaris...	6	5 × 2	5 × 3	id.	t. c.	1,6	demi-extension.
Ensis siliqua.....	»	3 × 1	5,5 × 2	parallèles à l'axe de la fibre, souvent avec éléments correspondants des fibrilles situés à des niveaux différents.	t. c.	1,6 à 2,8	extension.
Solen marginatus.	»	3,5 × 1,5	7 × 3	id.	t. s. ?	1,4	rétraction libre.
Dreissensia polymorpha..........	»	5 × 2,5	6 × 3	parallèles à l'axe de la fibre.	t. s. ?	1,2	id.
Anomia ephippium.	4,5	3,5 × 2	6 × 2	id.	t. s.	1,4	id.
Avicula tarentina.	»	2,5 × 1	5 × 2	id.	t. s.	1	id.
Mya arenaria....	»	2,5 × 1,5	9,5	id.	t. s.	1	id.
Isocardia cor.....	»	3 × 1	8 × 3	très fines, parallèles à l'axe de la fibre, striation indistincte.	»	»	extension.
Donax trunculus..	»	3,5 × 2	5,5 × 3,5	Comme chez *Ensis siliqua*.	t. s.	1,8	rétraction libre.
Lutraria elliptica.	»	3,5 × 1,5	6 × 3,5	id.	t. s.	1,7	extension.
Mactra glauca....	»	4 × 2,5	5 × 3	id.	t. s.	1,5	id.
Cardium norvegicum............	7	6 × 2,5	9 × 3,5	id.	t. s.	1,4	id.

Nota : La simple indication « fibrilles parallèles à l'axe de la fibre » implique que les éléments correspondants des fibrilles voisines sont disposées en bandes transversales ou à peine obliques et n'alternent pas pour faire apparaître une sorte de double striation oblique.

3° *Endocarde.*

J'ai dit dans l'historique que la plupart des auteurs avaient admis qu'il n'existe pas d'endothélium à la surface des travées qui limitent la cavité du cœur des Mollusques. Mes recherches me conduisent à admettre sinon le contraire de cette opinion, du moins qu'à la surface de ces formations sont des cellules disposées en couche continue ou non et qui en tiennent lieu.

Si l'on dissocie le cœur d'un Acéphale ou d'un Gastéropode, après l'avoir laissé pendant un ou deux jours seulement dans l'acide azotique à 20 p. 100, on isole des travées sur le contour apparent desquelles on voit des saillies plus ou moins nombreuses formées par les noyaux de cellules superficielles et aplaties qu'on doit cependant éviter de confondre avec des amœbocytes qui adhèrent souvent à la surface de ces travées. L'examen de coupes du cœur de ces Mollusques, colorées à l'hématoxyline ferrique-éosine, confirme d'ailleurs cette donnée.

Chez les Acéphales, on voit à la surface des travées coupées transversalement, surtout celles d'un diamètre assez grand, une mince pellicule colorée en rouge vif par l'éosine et dans laquelle sont des noyaux souvent légèrement aplatis, plus petits que ceux des fibres et renfermant peu de granulations hématoxylinophiles. Cette pellicule est en rapport avec de fines ramifications s'étendant entre les fibres et qui proviennent de cellules conjonctives dont les noyaux sont analogues aux précédents.

De la sorte, *les travées sont cloisonnées par des cellules conjonctives rameuses qui vont former également à leur périphérie un revêtement plus ou moins continu tenant lieu d'endothélium.* En effet, souvent les noyaux de ces cellules périphériques sont très éloignés les uns des autres ainsi qu'en témoigne l'examen comparatif des coupes longitudinales et transversales de ces travées et l'on peut se demander si ces cellules s'étendent bien dans tous les intervalles des noyaux, du moins en une couche continue. D'autre part, étant donné la constitution des fibres de la plupart des Acéphales, on peut hésiter parfois à dire si un noyau périphérique

appartient à la fibre dont les colonnettes musculaires sont voisines ou bien à la mince couche de protoplasma qui entoure ces dernières. Cependant, même dans ce cas, la distinction est encore souvent possible car les noyaux des fibres sont allongés, assez volumineux et riches en granulations hématoxylinophiles, tandis que ceux des cellules périphériques sont plus petits, moins allongés et assez pauvres en ces dernières granulations (Pl. XXI, fig. 3, 5, 6, 7, 10, 11 et 12).

Chez les Gastéropodes, les travées, en général plus volumineuses, sont constituées d'une façon analogue, mais comme les noyaux des fibres sont le plus souvent axiaux, aucune hésitation n'est possible dans l'attribution des noyaux périphériques, d'autant plus que ces derniers sont bien moins allongés que ceux des fibres (Pl. XXI, fig. 27, 28, 31, 37 et 38).

Chez les Céphalopodes, la même disposition existe et la pellicule limitante des travées est encore plus nettement différenciée (Pl. XXII, fig. 3 et 4).

Je considère cette mince couche cellulaire périphérique des travées comme un endothélium cardiaque sans vouloir affirmer qu'il forme une membrane continue comme chez les Vertébrés[1]. J'ajouterai pour corroborer mon opinion qu'il serait bien singulier que le cœur soit dépourvu d'endothélium alors que les vaisseaux en sont pourvus et que chez les Céphalopodes les cœurs branchiaux en ont également.

Chez les Céphalopodes et chez certains Acéphales et Gastéropodes (Anodonte, *Unio*, *Pecten*, Pulmonés), ces cellules périphériques des travées doivent former une couche continue, car leurs noyaux sont rapprochés les uns des autres (Pl. XXI, fig. 3 et 27). Chez la plupart des Acéphales et chez certains Gastéropodes (Aplysie, Buccin, Cassidaire, *Chiton*, Hyale), ces mêmes cellules sont très rares.

1. L'étude du développement du cœur permettrait seule de trancher la question, car on pourrait voir si cet endothélium apparaît dès le début comme chez les Vertébrés ou bien ne se différencie que plus tard, en même temps que les cellules conjonctives intrafasciculaires avec lesquelles il parait d'ailleurs entrer en rapport.

V. — Oreillettes du cœur des Céphalopodes.

Les oreillettes du cœur des Céphalopodes sont, comme on le sait, de simples renflements des veines branchiales, en forme de fuseau et animées de contractions rythmiques, comme du reste tous les vaisseaux sanguins de ces Mollusques. Elles ont des parois presque aussi minces en général que celles de ces veines et d'une structure identique, mais elles sont revêtues d'une assise de cellules péricardiques ordinaires[1]. Chez les Calmars (au moins les adultes), les oreillettes ne sont pas différenciées et les veines branchiales se jettent dans le cœur dès leur sortie des branchies et sans présenter de renflement appréciable. Chez les Sépioles, les oreillettes existent, mais leur structure ne diffère en rien de celles des veines branchiales. Chez la Seiche, il n'en est pas de même et les parois de ces réservoirs, tout en restant relativement minces ont une structure qui mérite d'être décrite d'une façon spéciale. On y trouve successivement en allant de l'intérieur à l'extérieur :

1° Un endothélium très mince formé de cellules à noyaux assez développés ayant peu d'affinité pour la laque ferrique. Ces cellules ont une surface très grande, car le nombre des noyaux qu'on observe dans les coupes est peu considérable. Assez souvent cette couche est détachée et elle adhère à un coagulum d'hémolymphe.

2° Une tunique musculaire d'épaisseur variable, formée d'un tissu conjonctif lâche dans lequel sont plongés de petits faisceaux de fibres musculaires striées d'un très faible diamètre. Le tissu

1. Les grosses artères et les veines branchiales des Céphalopodes ont leur paroi constituée par un endothélium doublé d'une couche plus ou moins épaisse de tissu conjonctif, dans la partie interne de laquelle se trouvent une assise interne de fibres striées longitudinales et une assise externe de fibres striées circulaires. Ces fibres, mal individualisées, sont formées d'un sarcoplasma dans lequel sont répartis plus ou moins régulièrement des noyaux volumineux, pauvres en granulations chromatiques et de très petites colonnettes musculaires creuses. Les fibrilles striées qui constituent ces colonnettes sont du type simple (sans disques minces), elles ont une affinité générale très grande pour la laque ferrique si bien qu'il est souvent difficile de mettre leur constitution hétérogène en évidence. Hauteur de l'élément musculaire d'une fibrille fixée en extension $Dc + 2Bc$ ou $Q + 2J = 1\ \mu\ 8$ en moyenne.

conjonctif est constitué par des fibres et des cellules ramifiées dont les noyaux sont très volumineux. On y trouve des capillaires de très faible diamètre et reconnaissables au coagulum d'hémolymphe qu'ils contiennent. En général les faisceaux de fibres sont répartis en deux couches, l'une interne à direction longitudinale et l'autre externe à direction circulaire, mais il arrive que l'une de ces couches fait défaut en certains points.

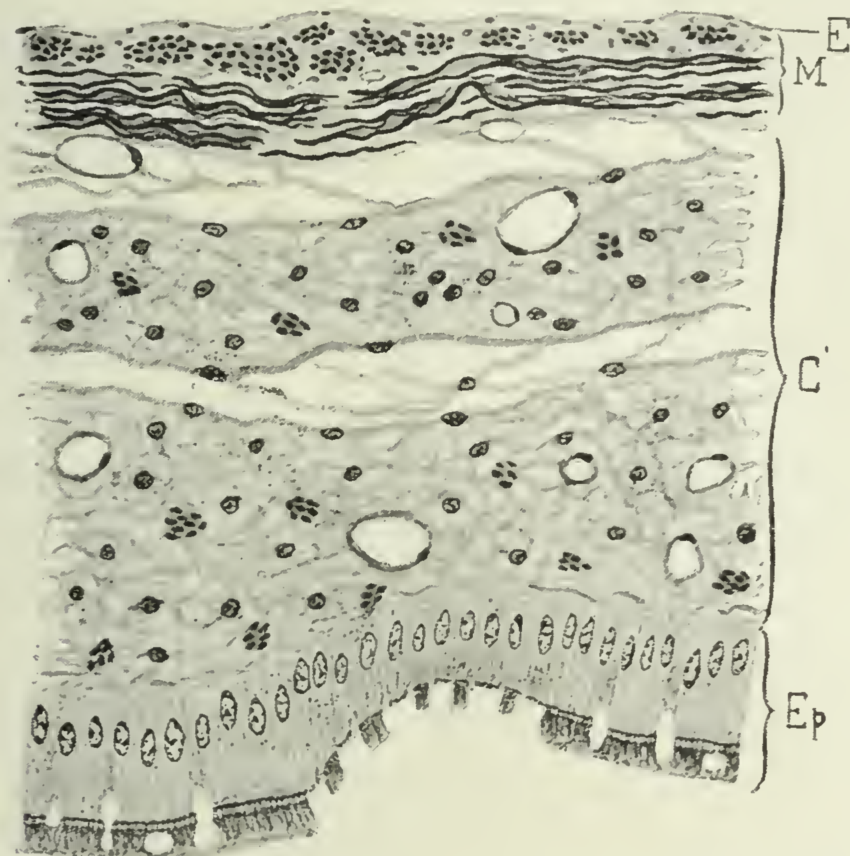


Fig. 6. — Coupe transversale de la paroi de l'oreillette du cœur de *Sepia officinalis* au niveau d'une région où existent des cellules péricardiques très hautes et ciliées. — *E*, endothélium très mince, souvent peu apparent. — *M*, tunique musculaire formée d'une assise interne de petits faisceaux de fibres striées circulaires et d'une assise externe de faisceaux de mêmes fibres longitudinales. Cette tunique renferme des cellules conjonctives et de petits capillaires. — *C*, tunique conjonctive très épaisse renfermant des capillaires sanguins et quelques petits faisceaux de fibres circulaires. — *Ep*, assise de cellules épithéliales péricardiques très hautes et ciliées laissant entre elles, de distance en distance, des espaces clairs en rapport avec des cellules sécrétrices. Coloration à l'hématoxyline ferrique. Gr. = 250 diam.

Ces fibres sont constituées absolument comme celles des vaisseaux sanguins (Voy. note p. 540), c'est-à-dire qu'elles sont formées par de très petites colonnettes musculaires creuses (diam. = 2 μ 5 en moyenne) réparties irrégulièrement dans un sarcoplasma contenant de rares noyaux volumineux. Les dissociations montrent que ces colonnettes se ramifient et s'anastomosent les unes avec les autres. Les fibrilles striées qui les constituent ont également la même structure que celles des vaisseaux sanguins, c'est-à-dire sont du type simple. Hauteur d'un élément

musculaire = 1 μ 8 en moyenne[1]. Le plus souvent les fibrilles d'une colonnette, parallèles à son axe, ont leurs éléments correspondants disposés en bandes transversales ou obliques, mais il arrive aussi qu'ils sont disposés à des niveaux alternants dans les fibrilles voisines comme cela arrive chez les Acéphales, ce qui fait paraître une sorte de double striation oblique (fig. 6 et Pl. XXV, fig. 12).

3° Une tunique conjonctive lâche dont l'épaisseur reste en rapport avec la nature de l'épithélium qui la revêt. Elle renferme des capillaires et quelques vaisseaux sanguins d'un assez fort diamètre, ainsi que de rares petits faisceaux isolés de fibres striées à direction longitudinale (fig. 6 et Pl. XXV, fig. 13).

4° L'épithélium péricardique dont les caractères sont variables. Sur la plus grande partie de la surface des oreillettes, il est analogue à celui qui recouvre le cœur, c'est-à-dire qu'il est constitué par des cellules peu distinctes, d'une faible hauteur, ayant une cuticule mince très finement striée, un protoplasma plus ou moins nettement strié dans leur partie basilaire et un noyau assez volumineux, pauvre en granulations chromatiques. Cet épithélium forme en général des papilles peu saillantes et repose sur une couche assez mince de tissu conjonctif lâche (Pl. XXV, fig. 13).

Dans une partie peu étendue de la surface d'oreillettes où la tunique conjonctive est plus épaisse, cet épithélium subit des modifications curieuses. Il se transforme assez brusquement en un épithélium vibratile et très probablement excréteur formant souvent aussi des papilles assez développées. Les cellules ciliées sont cylindriques et très hautes, peu ou pas distinctes les unes des autres. La partie profonde de leur protoplasma est granuleuse, tandis que la partie périphérique est très finement striée. Les cils vibratiles de ces cellules, très longs et très serrés les uns contre les autres, ont la constitution typique, c'est-à-dire qu'on y distingue : 1° le *cil* proprement dit, très long et peu coloré par

1. Il est intéressant de noter la faible dimension de l'élément musculaire de ces fibrilles alors que dans le cœur proprement dit, et dans les mêmes conditions, il est bien plus développé et atteint 5 μ, les fibrilles de cet organe étant striées et du type composé.

la laque ferrique; 2° une *pièce intermédiaire* fortement colorée par la laque ferrique, en rapport avec la partie précédente par un *bulbe* peu marqué et avec la périphérie de la cellule par un *corpuscule basal* plus développé; 3° enfin, une racine fine et longue. Les pièces intermédiaires paraissent libres, ou du moins sont plongées dans une substance non colorable par les réactifs, tandis que les cils proprement dits sont agglutinés par une substance fixant légèrement la laque ferrique et ont disparu souvent en partie dans certaines régions. Les très fines racines des cils donnent l'aspect strié à la partie périphérique du protoplasma des cellules.

La mince cuticule striée se rencontre non seulement sur des cellules ayant une faible hauteur, mais aussi sur des cellules cylindriques élevées, intercalées entre des cellules ciliées types. Dans ce cas encore, la transition entre ces deux espèces de garnitures est brusque et l'on ne peut songer à admettre la transformation directe de l'une en l'autre, des pièces intermédiaires des cils en stries de la cuticule ou inversement, car ces derniers éléments ont beaucoup moins d'affinité pour la laque ferrique que les premiers (comparer les fig. 13 et 14, surtout la partie Ep_1).

De distance en distance, les cellules ciliées sont séparées par des cellules sécrétrices caliciformes en retrait et dans lesquelles on observe souvent une sorte de coagulum ovoïde, sans doute une sécrétion spéciale (Pl. XXV, fig. 14).

Ainsi donc, les cellules épithéliales recouvrant les oreillettes de la Seiche peuvent affecter les formes sécrétrice, ciliée et cuticulaire striée, ce qui montre l'analogie de ces différentes espèces cellulaires [1].

1. J'ai insisté un peu sur ces particularités, car elles sont d'un grand poids en faveur de la théorie soutenue par **Frenzel**, **Prenant** et d'autres auteurs, que les cils vibratiles, les bordures en brosse et les cuticules, ou plateaux striés, sont des formations d'une même famille. **Prenant** (*Traité d'histologie*, Schleicher frères, Paris, 1904) s'exprime ainsi (p. 173) : « Les bordures en brosse, avec leurs innombrables variétés, réalisent sans doute ces intermédiaires échelonnés entre les deux extrêmes, les cils vibratiles et les stries des plateaux. De même que les bordures en brosse sont des garnitures ciliées dépourvues de vitalité, les plateaux striés seraient des bordures adaptées à une fonction nouvelle. »

Une autre preuve de cette analogie est fournie par le fait suivant : J'ai constaté que les cellules épithéliales du rein de l'Elédone musquée sont munies d'une bordure en brosse type, analogue à celles figurées par **Prenant** dans le tube de Malpighi d'une larve d'Insecte (*loc. cit.*, fig. 175) et par **Regaud** et **Policard**

Juin 1905.

Chez l'Elédone et le Poulpe, la structure des oreillettes est presque identique à celle qui vient d'être décrite chez la Seiche. Il faut seulement noter que les cellules épithéliales péricardiques conservent constamment leur mince cuticule striée et que les faisceaux longitudinaux de fibres musculaires ont un développement plus grand proportionnellement que celui des faisceaux circulaires.

VI. — Note sur les éléments nerveux dans le cœur des Acéphales.

Bien que je ne me sois pas occupé d'une façon spéciale de cette question, j'ai eu néanmoins l'occasion d'observer très nettement, dans le ventricule de l'Anodonte, des cellules pyriformes volumineuses, adhérentes aux fibres musculaires dissociées par leur extrémité effilée et qui ne peuvent guère être considérées que comme des cellules nerveuses. J'en ai également observé sur les éléments correspondants du *Pecten maximus*, mais elles étaient de taille plus faible. Ces cellules ont un protoplasma très finement granuleux dans lequel est placé un noyau assez petit (Pl. XX, fig. 1 et 7).

Ces éléments peuvent être observés aussi sur des fragments de la paroi interne du cœur, car ils sont situés hors de la masse des travées non dissociées et flottent dans le sang, mais on peut les confondre avec des amœbocytes ayant adhéré à la surface des travées, avant leur mort, par un seul prolongement. A la périphérie des fibres de l'Anodonte et de la Pholade, pourvues cependant de noyaux situés dans leur colonne sarcoplasmique axiale, j'ai vu de rares noyaux légèrement aplatis et entourés d'une très faible quantité de protoplasma (Pl. XX, fig. 1 et 4, *n*). Je ne saurais dire si ce sont des noyaux des fibres placés d'une façon anormale (quelques Mollusques ont des fibres cardiaques avec noyaux périphériques) ou des cellules nerveuses de forme spéciale. Je signale ici ces faits surtout pour appeler sur

dans le tube urinifère de la Lamproie (*C. R. Associat. des Anat.*, Montpellier, 1902), alors que les cellules péritonéales voisines dont elles dérivent sont pourvues seulement d'une très mince cuticule où la striation est à peine visible.

eux l'attention des histologistes spécialisés dans l'étude du système nerveux.

L'existence d'éléments nerveux dans le cœur des Mollusques a déjà été admise et niée par différents auteurs. **Dogiel** (1877) a observé dans l'oreillette de l'Anodonte, de l'Aplysie et dans celle du *Pecten maximus*, des cellules pyriformes à contenu finement granuleux et munies d'un noyau assez volumineux (Pl. V, fig. 12 *b*, 14 et 16). Bien qu'il n'ait pas observé leurs rapports exacts avec les fibres musculaires, il considéra ces cellules « apolaires » (bien qu'elles aient une extrémité effilée) comme des cellules ganglionnaires destinées à commander les contractions des fibres musculaires cardiaques. Vers la même époque **Foster**[1], **Darwin** (1876), **Foster** et **Dew-Smith**[2] qui ont vu des éléments analogues dans le cœur de l'Escargot et de l'Anodonte, les ont considérés comme étant de nature conjonctive. En outre, et comme du reste **Dogiel**, ils n'ont observé aucun nerf se rendant au cœur.

Au contraire, **Bela Haller** (1884) décrit, dans le cœur des Rhipidoglosses marins, des fibres nerveuses issues du ganglion viscéral et qui sont en rapport avec deux sortes de cellules ganglionnaires, les unes multipolaires et de petite taille, les autres pyriformes, plus volumineuses et avec deux prolongements. Je dois dire que ces dernières cellules pyriformes (Pl. I, fig. 21 et 23), à part leur prolongement en rapport avec une fibre nerveuse, ressemblent assez à celles que j'ai observées chez l'Anodonte et le *Pecten*. Quant au rapport que leur second prolongement contracte avec les noyaux des fibres cardiaques, il me paraît assez singulier.

J'ai observé également des cellules multipolaires à la surface des travées cardiaques, mais elles pourraient bien n'être que des amœbocytes qui y auraient adhéré avant de mourir. En tout cas, je n'ai pu observer leurs connexions avec les fibres dissociées.

1. Ueber einen besonderen Fall von Hemmungswirkung. *Pflügers Arch.*, Bd V, p. 191.
2. On the Behaviour of the Hearts of Mollusks under the Influence of electric currents. *Proceedings of the Royal Society*, n° 160, 1875. — Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. *Arch. f. mik. Anat.*, Bd XV, p. 317, 1877.

Les cœurs branchiaux des Céphalopodes et leurs appendices glandulaires.

I. — Historique.

J'ai réservé une place à part aux cœurs branchiaux des Céphalopodes dont la structure est différente de celle du cœur proprement dit et qui, avec les appendices glandulaires qu'ils portent, accomplissent certainement des fonctions sécrétrices qu'ils cumulent avec celle d'imprimer une impulsion au sang veineux se rendant aux branchies. La structure de ces organes n'a encore été étudiée que d'une façon très incomplète.

Cuvier (1817) remarqua que les cœurs branchiaux n'ont pas la solidité du cœur proprement dit et que « leur tissu semble plutôt cellulaire que charnu ». Chez la Seiche, il a observé un appendice relié au cœur branchial par un mince pédicule, mais il n'a pu en deviner l'usage. Il a cependant constaté que les fibres du cœur branchial s'épanouissent à sa surface en passant par le pédicule, mais que sa cavité n'est pas en communication avec celle du cœur branchial. Chez le Calmar, il a aussi observé l'existence d'un appendice, mais, chez le Poulpe, il n'en a pas signalé et **Milne-Edwards** (1845) confirma plus tard ces données.

Férussac et **d'Orbigny** (1835-1848) figurent un appendice au cœur branchial de *Sepiola Grantiana* et l'appellent « appendice pelliculaire de l'auricule ».

J'ai déjà dit que **Müller** (1853) avait constaté l'existence de fibres striées dans les cœurs branchiaux des Céphalopodes.

Hancock (1861) décrit la forme et la structure macroscopique de l'appendice glandulaire du cœur branchial chez la Seiche. Comme **Cuvier**, il reconnaît que sa cavité est indépendante de celle du cœur branchial, mais communique au contraire avec le diverticule de la cavité générale secondaire dans laquelle il est placé. Suivant lui, il n'y aurait que des vaisseaux issus du cœur branchial qui pénétreraient dans sa paroi pour

s'y ramifier. Il a observé en outre que la surface intérieure de l'appendice présente de nombreux plissements (papilles cylindriques) tapissés par une membrane formée de cellules granuleuses. Enfin, il regarde cet organe comme un système vasculaire lymphatique rudimentaire.

Bobreztsky (1877) montre que les appendices glandulaires se développent aux dépens d'épaississements compacts des parois internes des cœurs branchiaux et font plus tard deux saillies dans les cavités cœlomiques. **Schimkewitsch** (1886) confirme ces données.

Frédéricq (1878), p. 562, décrit très sommairement un appendice au cœur branchial du Poulpe (organe énigmatique), sous forme d'une sorte de tube conique dont le sommet se termine près du pore péritonéal par un orifice béant. Il contredit ainsi les observations de **Cuvier** et de **Milne-Edwards**.

Vigelius (1880) admet que les appendices représentent des systèmes dérivés des cœurs branchiaux qui les portent, dont la fonction primitive était probablement excrétrice, mais qui ont perdu cette signification avec l'accroissement des appendices veineux (reins). Ce sont donc, pour cet auteur, des organes rudimentaires.

Grobben (1883) étudie l'aspect extérieur et la structure microscopique des appendices glandulaires d'une façon assez complète chez *Eledone moschata* et surtout chez *Sepia officinalis*. Les figures qui accompagnent cette description, tout en étant très soignées, ne répondent cependant pas tout à fait exactement à ce que j'ai observé. D'après cet auteur, chez *Sepia officinalis*, l'épithélium qui tapisse les nombreuses villosités de l'appendice est identique à l'épithélium péritonéal qui le recouvre extérieurement et dont il dérive. Il est constitué par des cellules cylindriques dont la partie libre est recouverte par une cuticule épaisse et striée en bâtonnets. Le protoplasma de ces cellules présente des striations très nettes à partir de leur base jusqu'au niveau du noyau et des granulations réfringentes dans le voisinage de la cuticule. Les culs-de-sac formés par la base des villosités et orientés vers le cœur branchial sont tapissés par des cellules épithéliales différentes ; elles sont également cylindri-

ques mais simplement granuleuses, dépourvues de stries et de plateau cuticulaire. La cavité de l'appendice communique avec la portion de la cavité cœlomique dans laquelle il est placé, comme l'ont déjà reconnu **Hancock** et **Vigelius**, par un canal situé au fond de la fente principale du sommet. Enfin, les parois de l'appendice renferment du tissu conjonctif et des fibres musculaires (dont il n'indique pas la nature) bien que ces parois ne présentent pas de contractions visibles à l'œil.

Chez l'Elédone, d'après **Grobben**, l'appendice présente plusieurs fentes issues de sa surface libre et communiquant avec la cavité de la glande. De ces fentes partent des canaux ramifiés et présentant de nombreux culs-de-sac. L'épithélium des fentes est identique à l'épithélium péritonéal mais a ses cellules un peu plus hautes, tandis que les culs-de-sac sont tapissés par des cellules allongées de grosseur irrégulière dont les parties libres, renflées en massue, font saillie dans l'intérieur de la glande. Cette dernière partie renferme spécialement des granulations grossières de couleur jaune rougeâtre qui donnent sa couleur à la glande.

Chez le Nautile, d'après le même auteur, il existe dans la cavité péricardique deux paires d'appendices (appendices folliculaires) dont la structure correspond à celle des appendices de l'Elédone car ils sont formés de nombreux plis de la paroi de la cavité générale.

Comme **Vigelius**, **Grobben** admet que l'appendice a un rôle excréteur, peut-être voisin de celui des reins, surtout en raison de sa structure et de l'aspect strié du protoplasma des cellules qui tapissent sa cavité. Enfin, à cause de sa structure, de son origine (épithélium péritonéal), de sa position dans la cavité péricardique, il a désigné ces appendices sous le nom de « *Pericardialdrüse* » ou glandes péricardiques, bien qu'il reconnaisse que leur homologie ne soit pas complète avec les glandes péricardiques des Acéphales et des Gastéropodes.

Ransom (1885) [d'après **Cuénot** (1898)] a reconnu le premier le caractère glandulaire du cœur branchial de la Seiche.

Kowalevsky (1889), à l'aide d'injections de matières colorantes (tournesol, carmin, carmin d'indigo) dans le sang, homologue,

au point de vue fonctionnel, le cœur branchial des Céphalopodes aux glandes péricardiales des Lamellibranches. Il a constaté qu'une solution de tournesol bleu, injectée dans le sang d'un Mollusque vivant, s'accumule dans les cœurs branchiaux chez les Céphalopodes et dans les glandes péricardiques chez les Lamellibranches. Ces organes sont colorés légèrement en rouge et virent au bleu sous l'action des vapeurs ammoniacales, ce qui indique une réaction acide. En injectant un mélange de carmin et de carmin d'indigo, il vit, comme Solger, le carmin se fixer dans les cellules du cœur branchial, et le carmin d'indigo dans les cellules des corps spongieux (reins).

Cuénot (1891), dans une première série de recherches, étudie la structure du cœur branchial et surtout celle de son appendice glandulaire spécialement chez la Seiche, mais il déclare que chez d'autres Céphalopodes (*Eledone Aldrovandi*, *Eledone moschata*, *Octopus vulgaris*), la constitution de ces organes est identique. Il considère le cœur branchial, qu'il avoue n'avoir étudié que très superficiellement, comme une véritable glande pulsatile ressemblant à la glande péricardique des autres Mollusques (en particulier *Mytilus edulis*). D'après lui, ses parois fort épaisses comprennent en dehors une forte tunique musculaire et conjonctive et en dedans un stroma conjonctif bourré de cellules à gros noyau et dont le protoplasma renferme des granules incolores, peu réfringents.

Sur l'appendice glandulaire, il y a à noter dans sa description les deux points suivants :

1° Contrairement à Grobben, Cuénot admet que la cavité de cet organe est complètement close et ne communique pas avec la cavité péricardique qui le contient.

2° Autour des nombreux vaisseaux qui se ramifient dans la paroi de l'appendice (il n'a pas observé leur endothélium) existent des manchons formés d'un stroma conjonctif bourré de cellules destinées à évoluer en amœbocytes. Les plus jeunes de ces cellules pouvant se diviser ont un noyau arrondi, entouré d'une mince couche protoplasmique, mais certaines acquièrent une couche de protoplasma plus épaisse, dans laquelle se développent des grains de ferment albuminogène. Arrivées à cet état,

ces dernières cellules passeraient dans la cavité des vaisseaux puis dans le torrent circulatoire et deviendraient des amœbocytes; leur noyau, jusqu'alors arrondi, subirait seulement des déformations. Enfin, à propos des expériences de **Kowalevsky**, **Cuénot** (*loc. cit.*, p. 398) fait quelques réserves sur les conclusions que cet auteur en a tirées et il se demande, fort justement d'ailleurs, si les matières colorantes s'accumulent dans les organes glandulaires comme une matière étrangère devant être excrétée, ou par suite de dispositions anatomiques du tissu? c'est-à-dire si les matières colorantes injectées et éliminées marquent bien exactement la route suivie par les matières excrétées normalement.

Faussek (1893) [d'après **Cuénot** (1898)] a décrit dans l'espace compris entre les tubes épithéliaux et les lacunes sanguines de l'appendice du cœur branchial de la Seiche, et qui est occupé par un tissu conjonctif fibrillaire, des cellules spéciales qui présentent de fréquentes mitoses.

Dans un second travail, **Cuénot** (1898) a repris l'étude histophysiologique des cœurs branchiaux et de leurs appendices glandulaires et il rectifie deux erreurs qu'il avait commises :

1° Il se range à l'avis de **Grobben** et reconnaît que la cavité de l'appendice glandulaire communique par un orifice avec la cavité péricardique.

2° Il admet que les cellules entourant les lacunes sanguines de la paroi de l'appendice, et qu'il considérait comme des amœbocytes en voie d'évolution, sont des cellules excrétrices comme celles du cœur branchial, mais d'une forme différente. En outre, ayant reconnu, comme **Faussek**, que ces cellules sont fréquemment en voie de division par mitose, il suppose qu'étant chargées de produits d'excrétion, elles traversent par diapédèse l'épithélium des culs-de-sac glandulaires terminaux où les cellules paraissent être caduques et tombent dans la cavité de l'appendice d'où elles passent dans la cavité péricardique et enfin au dehors.

II. — Anatomie macroscopique.

Rapports. — Chez tous les Céphalopodes, les cœurs branchiaux sont situés à la base des branchies, mais ils affectent des rapports différents avec le cœlome ou cavité générale secondaire.

Chez les Décapodes, les cœurs branchiaux et leurs appendices glandulaires sont contenus, ainsi que le cœur proprement dit, dans un diverticule de la cavité générale secondaire (véritable péricarde). Chez les Octopodes, les cœurs branchiaux sont situés en dehors de cette cavité et seuls leurs appendices glandulaires y sont contenus. Ces derniers organes se trouvent en effet au fond d'un diverticule tubulaire du péricarde accolé aux veines branchiales et venant s'insérer à la surface du cœur branchial, autour de la base de leur pédicule de fixation [1].

Forme et aspect. — Chez la Seiche adulte, les cœurs branchiaux ont la forme et la grosseur d'une noisette et leur consistance est molle. Si on sectionne verticalement un de ces organes en passant par les vaisseaux qui y aboutissent, on voit que ses parois sont épaisses mais spongieuses et que sa cavité, en forme d'un tube légèrement arqué à concavité supérieure est en continuité avec la veine afférente et l'artère branchiale. Une valvule formée de deux pièces existe à l'entrée de la veine afférente, mais l'origine de l'artère branchiale en est dépourvue. On peut voir également que de la cavité tubiforme du cœur branchial partent de nombreux canaux qui se ramifient dans sa paroi en s'anastomosant et lui donnent son aspect spongieux. L'appendice est une masse conique surbaissée, un peu irrégulière, de couleur blanc jaunâtre, appendue par un court et mince pédicule à la face inférieure du cœur branchial qui est plane. Sa face libre, arrondie, présente quelques légers sillons et à son sommet un autre sillon plus profond, à parois abruptes, communiquant avec sa cavité par un orifice en forme de fente.

1. Cette disposition témoigne évidemment du rôle excréteur des appendices glandulaires des cœurs branchiaux, d'autant plus que ces diverticules sont tapissés par des cellules épithéliales ciliées.

Si l'on a fixé le cœur branchial en extension à l'aide d'une injection d'alcool fort poussée dans sa cavité, on peut voir, en pratiquant des sections longitudinales et transversales dans le pédicule, qu'un certain nombre de canaux sanguins de la paroi de cet organe (sept à dix) pénètrent dans ce pédicule et vont se ramifier dans la paroi de l'appendice. Ces dernières ramifications sont facilement mises en évidence à l'aide d'un liquide coloré injecté dans la cavité du cœur branchial [Voy. Cuénot (1891), p. 23]. Disons enfin pour terminer que le volume de l'appendice glandulaire est assez grand par rapport à celui du cœur branchial. Le premier a en effet un diamètre presque égal à celui du second avec une hauteur moitié moindre, ces deux organes étant fixés en extension (Pl. XXIII, fig. 1).

Chez les Calmars, les cœurs branchiaux ont une forme régulièrement arrondie (fig. 7 A et B) et leurs parois sont assez minces, mais consistantes. Leur surface interne présente de nombreux petits cordons musculaires saillants et réticulés. A l'entrée des veines afférentes sont des valvules à deux pièces comme chez la Seiche (Pl. XXIII, fig. 2). Les appendices glandulaires sont relativement bien moins développés que chez ce dernier Mollusque et leur surface libre est régulièrement arrondie, sauf près du sommet où un léger sillon existe. Des coupes en série, examinées à un faible grossissement, montrent que ces organes sont creusés de cavités tubiformes peu compliquées, convergeant toutes vers un orifice situé au fond du sillon précité (Pl. XXIII, fig. 5). Si l'appendice a été fixé par une injection poussée dans le cœur branchial, on peut voir que deux canaux, en continuité avec la cavité de ce dernier et passant par le pédicule, se ramifient dans ses parois mais sans former de véritables capillaires d'un très faible diamètre. Ces canaux sont à peine visibles, sauf près du pédicule, si on ne les a pas injectés avec le liquide fixateur, mais il est bon d'ajouter que, dans ces dernières conditions, les cavités de l'organe en relation avec l'extérieur sont souvent effacées par accolement de leurs parois et difficiles à distinguer.

Chez les Sépioles, les cœurs branchiaux ont la forme d'une sorte de massue dont la petite extrémité est dirigée latéralement

et en dehors vers la base de la branchie correspondante, et dont la grosse extrémité, où aboutit la veine afférente, est entourée par les corps spongieux ou reins. C'est à la face inférieure de cette dernière qu'est fixé l'appendice glandulaire, très petit, en forme de cône surbaissé à sommet arrondi, et dont la surface latérale paraît complètement lisse (fig. 7 C). La constitution de ces organes est très semblable à celle qui vient d'être décrite chez les Calmars et cela ressortira encore mieux à propos de leur étude microscopique. Chez l'Elédone, les cœurs branchiaux ont une forme sphéroïdale légèrement aplatie dans le sens antéro-postérieur et une couleur violacée, ainsi du reste que leurs appendices glandulaires. Une section verticale de ces organes, passant par l'origine des vaisseaux qui y aboutissent, montre une très grande analogie de constitution avec ceux de la Seiche. Il faut seulement noter que la cavité centrale est presque rectiligne et que les vaisseaux qui en sont issus et qui se ramifient dans ses parois très épaisses sont moins gros, ce qui explique pourquoi les parois de ces organes paraissent moins spongieuses et sont plus fermes que chez ce dernier Mollusque (fig. 8).

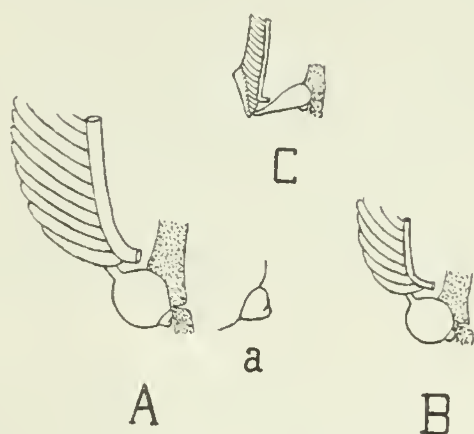


Fig. 7. — Cœur branchial droit rétracté muni de son appendice glandulaire chez divers Céphalopodes et représenté dans ses rapports avec la branchie correspondante et les veines afférentes entourées par leurs appendices rénaux. Les Mollusques ont été ouverts par la face ventrale. Grossissement = deux fois. — A, chez *Loligo vulgaris* de 20 centimètres de long, non compris les bras de préhension. En *a* l'appendice glandulaire est représenté à un plus fort grossissement pour montrer la fente du voisinage de son sommet. — B, chez *Loligo media* de 13 centimètres de long. — C, chez *Sepiola Rondeletti*.

Les appendices glandulaires, relativement bien moins développés que chez la Seiche, ont la forme d'un cône légèrement oblique à sommet très arrondi et adhèrent par un mince pédicule de leur base à la région dorso-supéro-interne de la surface des cœurs branchiaux, si bien qu'une section médiane de ces organes, passant par l'origine de l'artère branchiale et la terminaison de la veine afférente, laisse les appendices sur le fragment postérieur (fig. 8). Sur la partie la plus oblique de la surface libre de l'appendice, on voit un sillon presque rectiligne au fond duquel est une fente en communication avec sa cavité.

Parfois encore, il existe deux sillons à peu près parallèles, réunis par une partie courbe et qui conduisent également dans

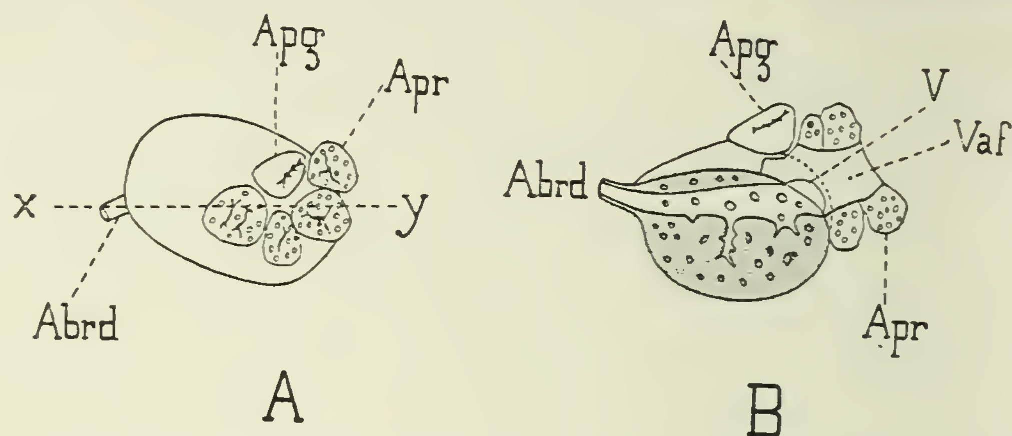


Fig. 8. — Cœur branchial d'*Eledone moschata*. — A. Cœur branchial droit d'*Eledone moschata* fixé en extension modérée et vu en dessus, la face postérieure étant un peu tournée vers le haut pour montrer l'appendice (grossi deux fois). — *Abrd*, artère branchiale droite. — *Apg*, appendice glandulaire. — *Apr*, appendices rénaux garnissant l'extrémité de la veine afférente. — B. Vue du fragment dorsal du cœur branchial détaché par la coupe sagittale passant par *xy* et représenté au même grossissement. *Vaf*, veine afférente garnie d'appendices rénaux. — *V*, une des pièces de la valvule placée à l'entrée de cette veine dans la cavité tubiforme du cœur branchial.

sa cavité (Pl. XXIII, fig. 6). Chez le Poulpe, les cœurs branchiaux ont un aspect très voisin de celui qui vient d'être décrit chez l'Elédone. Ils sont un peu plus allongés que chez ce dernier

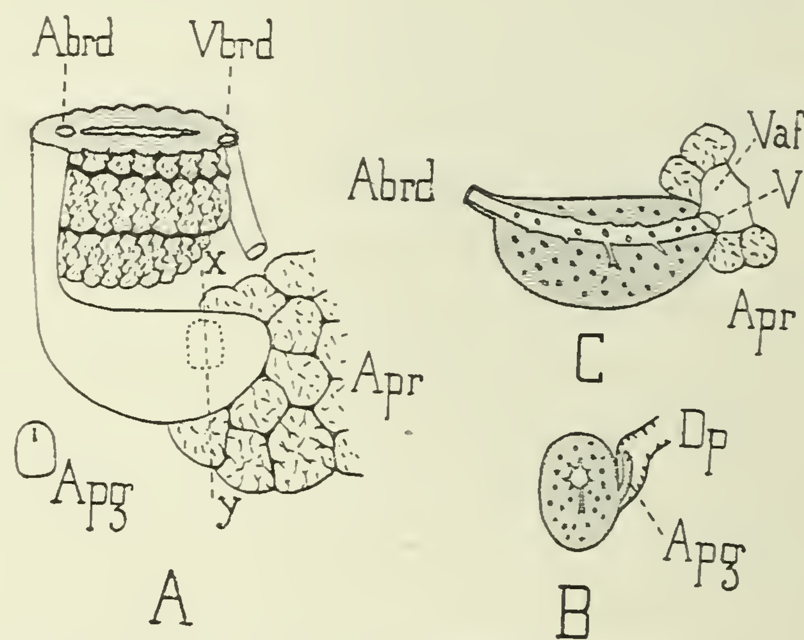


Fig. 9. — A. Cœur branchial droit d'*Octopus vulgaris* fixé en rétraction libre et représenté dans ses rapports avec la branchie et les appendices rénaux correspondants (grossi deux fois). — *Apg*, appendice glandulaire situé sur la face dorsale du cœur branchial et dont la place est indiquée en pointillé. Il est représenté en *Apg*. vu par la face dorsale. — *Apr*, appendices rénaux. — *Abrd*, artère branchiale droite et corps branchial. — *Vbrd*, veine branchiale droite. — B. Coupe transversale du cœur branchial passant par l'appendice glandulaire (suivant *xy*). — La cavité centrale envoie de fines ramifications dans la paroi. L'appendice glandulaire *Apg* est contenu dans un diverticule de la cavité péricardique. — C. Coupe sagittale du cœur branchial montrant sa cavité tubiforme et ses ramifications dans la paroi ainsi que la valvule *V* située à l'ouverture de la veine afférente *Vaf*, garnie d'appendices rénaux.

Mollusque et ont la forme d'un haricot dont le hile, peu marqué, serait tourné vers la base des branchies (fig. 9 A). Leur paroi

est épaisse, d'une couleur rouge ocreuse pâle (teinte feuille morte) et paraît aussi assez compacte. Leur cavité, peu développée et en forme de tube légèrement arqué, envoie de nombreuses et très fines ramifications dans la paroi (fig. 9 B et 9 C). Les appendices glandulaires sont proportionnellement moins développés que chez l'Elédone et non colorés. Ils ont la forme d'une sorte de petite lame rectangulaire à angles arrondis fixée vers la partie interne de la face dorsale du cœur branchial. Près de leur extrémité libre, antérieure, on distingue une petite fente (fig. 9 A et 9 B).

III. — Structure microscopique.

Si l'aspect et la structure macroscopique des cœurs branchiaux et de leurs appendices glandulaires est variable, il en est de même pour leur structure microscopique.

Cœurs branchiaux. — Chez la Seiche, la cavité cylindroïde légèrement arquée du cœur branchial, qui continue celle des vaisseaux afférent et efférent, est tapissée par un endothélium peu modifié. Il est constitué en effet par des cellules aplaties à noyaux ovalaires un peu plus volumineux que ceux de l'endothélium des vaisseaux (Pl. XXIV, fig. 1). Dans les canaux secondaires qui en partent et qui se ramifient dans sa paroi épaisse, l'endothélium subit au contraire des modifications notables. Il est constitué par des cellules plus hautes à noyaux arrondis et qui présentent une cuticule assez nette ayant beaucoup d'affinité pour l'éosine. Ces cellules renferment souvent des granulations arrondies, colorées en noir intense par l'hématoxyline ferrique, ce qui les rapproche déjà des cellules propres de l'organe et dont il sera question tout à l'heure. Enfin, dans les canaux de plus faible diamètre issus de ces canaux secondaires, les cellules épithéliales conservent le même caractère, mais leur cuticule disparaît et il y existe, outre les granulations hématoxylinophiles, des granulations éosinophiles, ce qui les fait ressembler absolument aux cellules propres. Ces dernières cellules endothéliales sont d'ailleurs souvent disjointes, de

telle sorte qu'on est en droit de se demander si, à l'état frais, elles constituent bien une couche absolument continue et qui empêche le sang d'arriver au contact direct des cellules propres (Pl. XXIV, fig. 2).

Le tissu propre du cœur branchial est formé de petits faisceaux de fibres striées anostomosés en réseaux dans tous les plans et dans les mailles desquels sont les cellules propres de cet organe. Ces faisceaux, accompagnés de cellules conjonctives rameuses, sont très inégalement répartis dans la paroi. Assez nombreux dans certaines régions de la périphérie ou au voisinage immédiat de la cavité centrale, ils sont très rares ailleurs et bien moins importants par leur masse que les cellules propres (Pl. XXIII, fig. 3). Ils sont constitués par de petites colonnettes musculaires creuses disposées irrégulièrement dans un sarcoplasma finement granuleux où sont situés les noyaux assez volumineux. Il est à peu près impossible de délimiter exactement les fibres contiguës dans les coupes transversales (Pl. XXIV, fig. 1 et 3)

Dans les régions de la périphérie de la paroi où ces faisceaux sont groupés en assez grand nombre, il y a des vaisseaux sanguins et des capillaires ordinaires très bien caractérisés, alors que dans le reste de l'organe on n'en rencontre pas (Pl. XXIII, fig. 4)[1].

Les cellules propres de la paroi du cœur branchial sont de deux types différents, mais reliés entre eux par tous les intermédiaires, de sorte qu'il faut très probablement considérer les différentes formes de ces cellules comme des stades différents du développement d'un des types. Les plus petites sont arrondies ou ovoïdes ($d = 3 \mu 5$ en moyenne) et sont formées d'un noyau volumineux très riche en granulations chromatiques et entouré d'une assez mince couche de protoplasma très finement granuleux. Les plus grosses, avec un noyau identique, ont un protoplasma bien plus abondant où l'on observe des vacuoles claires et des inclusions de diverses natures. Ce sont surtout des granulations sphériques colorées les unes en noir foncé par la laque

1. **Milne-Edwards** (Observations sur la circulation chez les Mollusques. *Ann. des Sc. nat.*, 3e série, t. VIII, 1847, p. 58) signale des artères nourricières des cœurs branchiaux de la Seiche issues de l'aorte postérieure.

ferrique et les autres en rouge vif par l'éosine. Tantôt ces deux sortes de granulations coexistent dans une même cellule, tantôt elles sont réparties dans des cellules différentes. Il existe encore, dans un assez grand nombre de cellules, des corps arrondis assez volumineux, à contour peu net et présentant une coloration noire diffuse plus ou moins foncée. Je crois qu'il faut les considérer comme des *Nebenkerne* dont la présence serait liée au développement des granulations hématoxylinophiles. Cette hypothèse est corroborée par le fait que ces formations coexistent toujours, dans une cellule, avec des granulations hématoxylinophiles (Pl. XXIV, fig. 1 et 2 et Pl. XXVI, fig. 4, 5, 6 et 7). Je rappelle que les recherches de **Solger**, de **Kowalevsky** et de **Cuénot** ont montré que les cellules propres des cœurs branchiaux doivent avoir probablement un rôle excréteur, car elles éliminent le carminate d'ammoniaque injecté dans le sang.

Enfin, les cœurs branchiaux sont revêtus par une assise de très belles cellules péricardiques, identiques à celles qui recouvrent le cœur proprement dit et dont la description a déjà été donnée (Pl. XXII, fig. 1).

Chez les Calmars, la structure des cœurs branchiaux est très différente de celle qui vient d'être décrite chez la Seiche. L'épithélium péricardique qui les recouvre est formé de cellules analogues à celles du premier Mollusque, mais elles sont moins hautes et pourvues seulement d'une cuticule très mince, à peine distincte. Au-dessous de l'épithélium péricardique est la paroi de ces organes, compacte mais assez mince. Elle est formée par une assise de faisceaux de fibres striées, serrés les uns contre les autres et entre-croisés, renforcée de distance en distance par d'autres faisceaux plus volumineux, anastomosés en réseaux à larges mailles et faisant des saillies notables ou même étant complètement libres sur une partie de leur trajet dans la cavité des cœurs branchiaux qui est très développée. Les fibres striées de ces faisceaux sont constituées sur le même type que celles du cœur proprement dit du même animal, c'est-à-dire par une assise de fibrilles entourant une colonne sarcoplasmique développée renfermant les noyaux. Comme dans le cœur proprement dit, il existe quelques cellules conjonctives rameuses à

la périphérie des faisceaux de fibres ou même dans leur intérieur et aussi quelques vaisseaux et capillaires nourriciers.

Les parties de la paroi compacte ou des faisceaux musculaires saillants qui limitent la cavité du cœur branchial sont tapissées par des cellules endothéliales très volumineuses (hauteur moyenne = 8 μ), formant parfois en certains points des crêtes développées, à deux assises de ces éléments. Ces cellules endothéliales ont un noyau ayant peu d'affinité pour l'hématoxyline ferrique, un protoplasma vacuolaire avec des granulations sphériques éosinophiles parfois assez développées. Elles sont évidemment, d'après leur structure, les homologues des cellules propres du cœur branchial de la Seiche, bien que leur forme, leur volume et leur disposition soient différents (Pl. XXIV, fig. 5 et Pl. XXVI, fig. 8). Si le cœur branchial a été fixé sans injection, c'est-à-dire dans une position correspondante à la systole, sa cavité est complètement effacée et les cellules endothéliales volumineuses, appliquées les unes contre les autres, ont pris, par pression réciproque, la forme de polyèdres plus ou moins réguliers. Dans les coupes, on voit alors des faisceaux de fibres striées contractées [1], entre-croisés dans tous les sens et entremêlés de cellules endothéliales volumineuses ayant l'aspect d'un parenchyme végétal (Pl. XXIV, fig. 6).

Chez les Sépioles, dont je n'ai eu les cœurs branchiaux que fixés dans ces dernières conditions, j'ai observé une structure identique, ce qui m'autorise à conclure que celle de ces organes, pris à l'état de diastole, doit aussi être pareille à la structure précédemment décrite pour le cœur branchial des Calmars et dans les mêmes conditions. Il faut noter cependant que les faisceaux de fibres striées sont moins développés par rapport aux cellules endothéliales qui sont au contraire plus volumineuses que chez ces derniers Mollusques, mais ne contiennent que rarement des granulations sphériques éosinophiles (Pl. XXIV, fig. 7 et Pl. XXVI, fig. 9).

1. Les fibrilles sont constituées encore, comme chez les Vertébrés, uniquement par des disques clairs et sombres, de même hauteur et alternant avec régularité, les disques minces semblent avoir disparu. Voy. mon travail déjà cité sur les fibres cardiaques des Vertébrés (p. 310), pour l'explication de ces modifications de la structure des fibrilles.

Les cœurs branchiaux des Calmars et des Sépioles sont revêtus de cellules péricardiques identiques à celles que l'on trouve à la surface du cœur proprement dit et dont la description a déjà été faite.

Chez l'Elédone, la cavité principale du cœur branchial, celle des canaux secondaires et même celle de capillaires assez fins, sont tapissées par des cellules endothéliales analogues à celles des vaisseaux ordinaires, c'est-à-dire plates, étendues et munies de noyaux ovalaires très petits ayant beaucoup d'affinité pour la laque ferrique. Le tissu propre du cœur branchial est un véritable parenchyme formé uniquement de cellules volumineuses d'une structure spéciale, entre lesquelles existent des lacunes bien nettes assez nombreuses, non tapissées par un endothélium, mais probablement en relation avec les capillaires, puisque l'on y trouve parfois des amœbocytes. A la périphérie de cet organe, sont deux assises de fibres striées entre-croisées dans tous les sens, séparées par une couche de tissu conjonctif lâche et dans lesquelles existent des vaisseaux nourriciers propres. L'assise superficielle de fibres striées est extrêmement mince et elle est revêtue elle-même d'une assise de cellules épithéliales palléales assez aplaties et munies d'une cuticule très mince (Pl. XXIV, fig. 12). Celle de tissu conjonctif lâche et l'assise musculaire profonde sont un peu plus épaisses et cette dernière émet de rares petits faisceaux de fibres striées qui s'étendent dans le tissu propre du cœur branchial, surtout au voisinage de la cavité centrale et des gros canaux secondaires.

Les cellules propres du cœur branchial sont volumineuses et polyédriques par suite de la pression réciproque qu'elles exercent les unes sur les autres. Elles ont une membrane d'enveloppe assez nette et un noyau arrondi très pauvre en granulations chromatiques comme cela est fréquent dans les cellules glandulaires en activité. Leur protoplasma est très vacuolaire et contient différentes sortes d'inclusions qui sont :

1° Des granulations sphériques, souvent assez volumineuses, d'un pigment violacé donnant sa coloration à l'organe et dans l'intérieur desquelles il existe parfois de petits cristaux cuboïdes disposés avec régularité autour du centre. Ce pigment est

dichroïque et paraît jaunâtre par transparence; il ne fixe ni l'hématoxyline ferrique ni l'éosine.

2° Des granulations figurées, plus petites, fixant avec énergie la laque ferrique et simulant de petits noyaux.

3° Des granulations arrondies, éosinophiles et finement granuleuses.

4° Enfin, des granulations analogues, un peu plus volumineuses et contenant elles-mêmes soit des granulations hématoxylinophiles, soit des grains de pigment ou même simultanément ces deux sortes de produits (Pl. XXIV, fig. 8 et Pl. XXVI, fig. 1 et 2). Bien qu'on ne puisse l'affirmer, il est très probable que les granulations arrondies éosinophiles sont de véritables *plastes*, élaborant dans leur sein, à la façon des leucites des cellules végétales, des grains de pigment et des granulations hématoxylinophiles. En effet, dans les cellules jeunes à protoplasma abondant et peu vacuolisé, dont le noyau est plus riche en granulations chromatiques, on observe seulement des *plastes* éosinophiles (Pl. XXVI, fig. 3). Les grains de pigment et les granulations hématoxylinophiles libres se seraient antérieurement développés aux dépens de ces dernières formations n'ayant pas laissé de traces.

Ces particularités sont intéressantes et j'ai cru utile de les signaler avec soin, car l'existence, dans les cellules animales, de corps particuliers analogues aux leucites des cellules végétales et élaborant dans leur sein des produits spéciaux, est encore peu connue [1].

Chez le Poulpe, la structure des cœurs branchiaux est identique à celle qui vient d'être décrite chez l'Elédone, mais les cellules propres de ces organes ont une structure bien plus simple. Ces cellules renferment seulement en effet un noyau pauvre également en granulations chromatiques et un protoplasma vacuolaire dans lequel existe seulement en général une grosse granulation de pigment paraissant jaunâtre par transparence. Cette dernière occupe quelquefois la plus grande partie de la cellule. Dans les cellules encore jeunes et moins volumineuses, j'ai

1. **Altmann** a observé, dans les cellules adipeuses jeunes, des corps analogues aux dépens desquels se forment les gouttelettes graisseuses et il les a désignés sous le nom de *granula*.

réussi cependant à observer de petits plastes éosinophiles granuleux, mais jamais je n'ai pu voir, comme chez l'Elédone, leurs rapports avec les granules pigmentaires.

Les cœurs branchiaux que j'ai eus à ma disposition, fixés en rétraction libre, étaient imprégnés d'hémolymphe coagulée, contenant quelques amœbocytes et répandue entre presque toutes les cellules. Cette constatation permet d'affirmer, ce que laissait déjà supposer le fait de la présence d'amœbocytes entre les cellules propres des organes correspondants de l'Elédone, que leur circulation est en partie endiguée et en partie lacunaire (Pl. XXIV, fig. 13).

Il serait très intéressant de rechercher quel est le rôle des granulations pigmentaires si développées dans les cœurs branchiaux de l'Elédone et du Poulpe. Sont-elles élaborées en vue d'une fonction spéciale à remplir, ou bien sont-elles seulement des produits de décomposition de pigments de la peau ou du sang?

Pour terminer, je ferai encore remarquer que les faisceaux musculaires des cœurs branchiaux de l'Elédone et du Poulpe ont une constitution identique à ceux du même organe chez la Seiche ou des oreillettes; mais ils se distinguent de ces derniers en ce que leurs fibrilles striées sont du type composé, différant cependant de celles du cœur proprement dit par une hauteur plus faible de leurs éléments contractiles, laquelle n'atteint que 3 μ [1]. Ces fibrilles ne sont cependant pas identiques à celles des Vertébrés, car leurs disques minces sont souvent difficiles à observer et j'avais même cru tout d'abord qu'ils manquaient comme dans les oreillettes ou les vaisseaux sanguins (Pl. XXIV, fig. 9 et 10).

Appendices glandulaires. — Chez la Seiche, la structure de l'appendice a déjà été décrite par **Grobben**, **Faussek** et **Cuénot**, mais mes recherches me conduisent à compléter cette description et à la modifier en quelques points. Cet organe est revêtu d'un bel épithélium péricardique identique à celui qui recouvre le cœur branchial et avec lequel il est en continuité (Pl. XXV,

1. Chez la Seiche, ces éléments sont de plus grande dimension et atteignent une hauteur de 4 μ, voisine de celle que l'on observe dans le cœur proprement dit et qui est de 5 μ. La plus faible hauteur des éléments musculaires que j'ai constatée chez l'Elédone et le Poulpe tient probablement à ce que les cœurs branchiaux de ces Mollusques avaient été fixés en distension moins complète.

fig. 1). Cet épithélium s'invagine à l'intérieur de l'appendice au niveau d'un orifice situé au fond de la fente principale de son sommet et il tapisse complètement sa cavité en formant des villosités très nombreuses et très compliquées (Pl. XXIII, fig. 3). Dans cette nouvelle situation, il ne subit que de très légères modifications : ses cellules deviennent simplement plus hautes, sauf au niveau des culs-de-sac tout à fait terminaux où au contraire elles s'aplatissent légèrement, mais conservent leur plateau strié qui s'amincit beaucoup sans disparaître complètement comme l'avait affirmé Grobben. Il faut noter cependant que dans ces régions les noyaux sont plus nombreux, comme s'il y avait un renouvellement cellulaire assez actif (Pl. XXV, fig. 1).

Le tissu de la paroi de l'appendice est constitué par des cellules conjonctives peu rameuses, entremêlées de quelques petits faisceaux de fibres striées, analogues à ceux du cœur branchial et entourant des amas de cellules à protoplasma peu abondant par rapport au volume du noyau. La disposition de ces amas cellulaires n'est pas intimement liée avec celle des vaisseaux en continuité avec les canaux du cœur branchial comme le croyait Cuénot. Si l'on peut parfois en observer près d'eux, au moins aussi souvent on en trouve au contact des culs-de-sac épithéliaux. Dans les coupes de plusieurs appendices glandulaires, je n'ai pas réussi, comme ce dernier auteur et Faussek, à observer de ces cellules en voie de division par mitose. Cuénot a supposé, ainsi que je l'ai déjà dit, que ces éléments, ayant la propriété d'absorber le carmin injecté dans le sang, sont chargés d'éliminer certains produits en les fixant dans leur protoplasma et en traversant ensuite l'épithélium par diapédèse pour tomber dans la cavité de l'appendice puis dans la cavité péricardique. Il aurait observé de ces cellules dans les culs-de-sac épithéliaux, fait que je n'ai pu constater, pas plus que celui de la présence de « boules de sécrétion » soulevant le plateau strié des cellules épithéliales d'origine péricardique de ces culs-de-sac.

Les parois de l'appendice sont irriguées par sept à dix canaux provenant du cœur branchial, qui pénètrent dans le pédicule, se ramifient beaucoup et enfin se réduisent en fins capillaires. Ces capillaires existent dans le tissu conjonctif de la paroi, mais

sont surtout nombreux entre les rangées de cellules épithéliales qui constituent les villosités, témoignant ainsi du rôle excréteur actif de ces éléments. Pour bien les observer, il est nécessaire de fixer l'appendice par une injection de liquide fixateur poussé dans le cœur branchial de façon à les distendre, sans quoi ils sont écrasés et dans les coupes, seuls les noyaux de leurs cellules endothéliales apparaissent entre les deux assises de cellules épithéliales constituant les villosités (Pl. XXIV, fig. 14).

Les vaisseaux, peu après leur arrivée dans l'appendice, et les capillaires sont tapissés par des cellules endothéliales ordinaires, très aplaties et étendues. Autour de certains vaisseaux traversant le pédicule et autour de ceux de la paroi de l'organe ayant un certain calibre, il existe de petites fibres striées dont le rôle ne peut évidemment qu'être de modifier l'activité de la circulation du sang dans l'appendice (Pl. XXIV, fig. 14 et Pl. XXV, fig. 1).

J'ai cherché enfin si les vaisseaux nourriciers propres du cœur branchial ne se rendaient pas également dans la paroi de l'appendice. Des coupes en série du pédicule ne m'ayant donné que des résultats négatifs, je crois qu'il faut admettre que la circulation de cet organe est uniquement veineuse.

Chez les Calmars, la structure des appendices glandulaires est bien plus simple que chez la Seiche. Ils sont recouverts par une assise de cellules péricardiques assez différentes de celles que l'on trouve à la surface des cœurs branchiaux. Ces cellules sont notablement plus hautes [1], pourvues d'un mince plateau strié bien net et leur partie basilaire renferme un protoplasma présentant des stries serrées les unes contre les autres et paraissant elles-mêmes très finement granuleuses. Leurs noyaux, ayant peu d'affinité pour l'hématoxyline ferrique, sont situés dans un espace clair près du plateau strié qui est assez développé (Pl. XXV, fig. 2).

Les cellules ainsi constituées se rencontrent seulement à la surface libre convexe de l'appendice, tandis que la partie plane, en contact avec le cœur branchial, est recouverte par des cellules péricardiques moins modifiées. Si l'on part du pédicule et

1. La hauteur de ces cellules est encore exagérée par suite de la fixation de l'appendice en rétraction libre.

que l'on se dirige vers la surface libre, on voit les cellules péricardiques du cœur branchial augmenter progressivement de hauteur et se transformer en ces cellules précédemment décrites comme cela a été représenté schématiquement dans la figure 5, Planche XXIII.

Au sommet de l'appendice, on trouve un orifice communiquant avec des cavités tubiformes peu ramifiées et tapissées par des cellules en continuité avec l'assise péricardique extérieure; mais, contrairement à ce qui se passe chez la Seiche, ces cellules subissent rapidement des modifications importantes et perdent leur plateau strié. Elles deviennent d'abord moins hautes et leur protoplasma basilaire cesse d'être strié (Pl. XXV, fig. 3). Un peu plus loin, ces cellules s'aplatissent encore et leur protoplasma se vacuolise, si bien que leur noyau et une mince membrane doublée d'une faible quantité de protoplasma granuleux seuls apparaissent (Pl. XXV, fig. 4 et 5). Près du pédicule, on observe une petite dépression indépendante des cavités tubiformes, dont je viens de parler, tapissée par des cellules identiques aux cellules péricardiques voisines et en continuité avec elles (Pl. XXIII, fig. 5 G). Le tissu propre de l'organe est constitué par des cellules assez volumineuses dont le protoplasma, finement granuleux et très rétractile, se condense à la périphérie. Leur noyau, situé au centre de la cavité libre, a peu d'affinité pour la laque ferrique, si bien qu'il faut pousser peu avant la différenciation pour bien le voir. Ces éléments sont entremêlés de rares cellules conjonctives et de petits faisceaux de fibres striées constituées comme celles des vaisseaux, c'est-à-dire par de petites colonnettes creuses disposées irrégulièrement dans le sarcoplasma renfermant les noyaux (Pl. XXV, fig. 3).

Les vaisseaux qui pénètrent dans l'organe par le pédicule perdent rapidement les cellules endothéliales volumineuses que l'on trouve à la face interne du cœur branchial pour acquérir des cellules endothéliales ordinaires, plates et étendues. C'est autour des vaisseaux un peu volumineux que les petits faisceaux de fibres striées dont je viens de parler sont les plus nombreux (Pl. XXV, fig. 6). J'ai déjà dit plus haut que ces vaisseaux n'ont que des ramifications peu étendues.

Chez les Sépioles, la description précédente s'applique parfaitement en faisant remarquer toutefois que les cellules péricardiques tapissant les cavités tubiformes sont un peu moins modifiées que chez la Seiche, en ce sens que leur protoplasma reste assez abondant et présente rarement des vacuoles. Elles ressemblent à celles du Calmar représentées Planche XXV, figure 3, Ep_1. Les cellules péricardiques recouvrant la face libre convexe de l'appendice sont aussi presque identiques à celles correspondantes de ce dernier Mollusque et ont été représentées Planche XXV, figure 7. En outre, il faut noter que la dépression *G*, peu importante, située près du pédicule de l'appendice du Calmar et qui est tapissée par des cellules péricardiques ordinaires, est ici plus développée. Elle s'ouvre sur la face libre convexe de l'organe et reste également indépendante de ses cavités tubiformes ramifiées, tapissées par des cellules péricardiques modifiées.

Les appendices glandulaires de l'Elédone ont une structure plus simple que chez la Seiche, mais plus compliquée que chez les Calmars et les Sépioles, ainsi que cela ressort de la figure 6, Planche XXIII. Les cellules épithéliales tapissant les villosités et les culs-de-sac glandulaires ont un noyau arrondi très fortement coloré par la laque ferrique. Elles sont peu volumineuses, dépourvues de plateau strié et forment parfois des saillies arrondies dans les cavités ramifiées de ces organes, comme l'avait déjà reconnu **Grobben**; mais cette particularité n'est pas constante. Ces cellules épithéliales renferment, entre le noyau et la surface libre, et parfois entre celui-ci et la surface profonde, de petits grains de pigment analogues à ceux des cellules propres du cœur branchial. Ces grains sont très petits, plongés dans un protoplasma granuleux retenant assez fortement la laque ferrique, de sorte qu'il est difficile de dire si elles prennent naissance directement dans le protoplasma ou dans des granula ou plastes éosinophiles.

Le tissu des villosités est formé de cellules conjonctives serrées les unes contres les autres et munies parfois de grains de pigment. On y trouve de nombreux petits vaisseaux sanguins et capillaires ainsi que de petits faisceaux de fibres striées issus de l'assise contractile externe du cœur branchial, mais ces

amas de cellules à noyaux arrondis et à protoplasma peu abondant, qui sont constants chez la Seiche, n'existent pas ici. Enfin, les cellules péricardiques qui recouvrent les appendices glandulaires et sont en continuité avec les cellules tapissant les cavités de ces organes, sont dépourvues non seulement comme ces dernières de plateau strié, mais encore de grains de pigment (Pl. XXV, fig. 8).

Chez le Poulpe, les appendices glandulaires ont une structure assez voisine de celle qui vient d'être décrite chez l'Elédone, mais en raison de leur peu de développement, les cavités tubiformes y sont bien moins compliquées (Pl. XXIII, fig. 7). Une cavité principale en forme de tube aplati va de l'orifice allongé de l'organe à la base d'implantation de l'appendice sur le cœur branchial et les cavités secondaires, présentant souvent un aspect digitiforme, sont branchées sur elle. Ils sont recouverts par un épithélium péricardique formé de cellules distinctes, à noyaux arrondis assez volumineux, munies de très petites et très nombreuses granulations chromatiques et dont le protoplasma s'est rétracté autour de ce dernier. Cet épithélium tapisse la cavité principale sans subir de modifications appréciables (Pl. XXV, fig. 9). En se réfléchissant à la surface interne du diverticule péricardique qui entoure l'appendice, il s'aplatit d'abord, puis reprend une hauteur plus grande et se transforme enfin en épithélium vibratile formant des villosités (Pl. XXIII, fig. 7, Ep_2). Dans les cavités secondaires, l'épithélium conserve ses noyaux arrondis et relativement volumineux, mais le protoplasma qui l'entoure devient moins abondant et reste appliqué contre eux (Pl. XXV, fig. 10).

Le tissu propre de l'organe est formé de cellules dont le noyau est analogue à celui des cellules épithéliales de revêtement des cavités et entouré par une petite quantité de protoplasma. Ces cellules sont parfois serrées les unes contre les autres, mais elles ne forment pas des masses importantes, nettement limitées comme chez la Seiche.

Entre les cellules dont il vient d'être question il existe de petits faisceaux de fibres striées, des vaisseaux sanguins et des capillaires. Les vaisseaux sanguins principaux sont tapissés

par des cellules endothéliales assez hautes (Pl. XXV, fig. 11).

Il est encore intéressant de noter que, contrairement à ce qui a lieu chez l'Elédone, les cellules épithéliales tapissant les cavités ainsi que les cellules propres de la paroi, sont totalement dépourvues de granules pigmentaires, ce que faisait prévoir l'absence de coloration de ces appendices.

Les fibres striées qui existent dans les appendices glandulaires des Céphalopodes sont constituées absolument comme celles des cœurs branchiaux, avec lesquelles elles sont d'ailleurs en continuité. Les éléments musculaires de leurs fibrilles ont de 2 μ 8 à 4 μ, mais il est le plus souvent très difficile (encore plus que pour les cœurs branchiaux) d'observer nettement les disques minces. Je puis affirmer toutefois qu'ils existent réellement, surtout chez le Poulpe.

CONCLUSIONS

Cœur proprement dit.

1° Les travées musculaires cardiaques des Mollusques sont constituées absolument comme celles du cœur des Vertébrés inférieurs (Poissons, Batraciens et Reptiles), c'est-à-dire qu'elles sont formées par des fibres musculaires d'un faible diamètre, anastomosées en un réseau très compliqué à mailles plus ou moins allongées, mais qui est hérissé de branches aveugles plus ou moins nombreuses, de forme et de longueur variées.

2° L'aspect des fibres cardiaques dissociées des Mollusques est des plus variables : Elles paraissent tantôt nettement striées transversalement ou obliquement, tantôt doublement striées obliquement, ou enfin formées d'une mince couche sans structure visible, entourant une colonne axiale granuleuse dont les éléments sont disposés parfois avec une telle régularité qu'ils simulent une véritable striation.

3° Les striations transversale et oblique sont produites par des fibrilles striées du type simple ou du type composé, parallèles à l'axe de la fibre, mais dont les séries d'éléments contrac-

tiles sont disposés soit en bandes transversales, soit en bandes obliques ou même héliçoïdales.

4° Les striations doublement obliques sont produites par des fibrilles striées du type simple, soit enroulées en hélice à la périphérie de la fibre, soit parallèles à son axe mais dont les éléments contractiles correspondants sont disposés en bandes héliçoïdales. Dans le dernier cas, si les fibrilles sont très serrées les unes contre les autres, c'est seulement la vision simultanée des éléments des deux faces opposées de la fibre qui produit l'illusion de la striation doublement oblique. Dans le premier au contraire, surtout pour les fibres fixées en contraction, cette illusion se produit, soit par la vision d'un seul plan de la fibre, soit par la vision simultanée de deux plans opposés.

L'illusion de la double striation oblique peut encore être produite par la disposition alternante des éléments contractiles des fibrilles contiguës, parallèles à l'axe de la fibre, surtout lorsque ces dernières ont été fixées en contraction (*Cardium*, *Donax*, Lutraires, *Solen*).

5° D'après les dispositions relatives du sarcoplasma, des noyaux et des fibrilles, les fibres cardiaques des Mollusques peuvent être réparties dans trois types reliés les uns aux autres par des intermédiaires (Voy. le texte p. 532).

6° La substance contractile des fibres cardiaques des Mollusques est formée de fibrilles striées appartenant au type simple ou au type composé. Ces dernières se trouvent chez le *Chiton*; chez les Limes, les *Pecten*, les Huîtres, les *Solen* et peut-être la Dreissène parmi les Acéphales; chez le Buccin, l'Haliotide et l'Hyale parmi les Gastéropodes; enfin chez tous les Céphalopodes. Du reste, je ne serais pas étonné, que, avec les progrès de la technique, on arrive un jour à mettre en évidence des fibrilles striées du type composé là où je n'en ai vu que du type simple. Je crois devoir rappeler que chez beaucoup de Mollusques où j'ai signalé des fibrilles striées du type simple, les cœurs que j'ai pu me procurer avaient été fixés en rétraction libre, position très défavorable pour observer les fins détails de la striation.

7° Il existe un sarcolemme autour des fibres cardiaques des Ptéropodes et des Céphalopodes, dans lesquelles les fibrilles

sont striées et du type composé. Autour des fibres cardiaques nettement limitées (1[er] et 2[e] types) et munies de fibrilles striées du type simple, il existe tout au moins une pellicule différenciée, qui tient lieu de sarcolemme. Enfin, en ce qui concerne les fibres non individualisées de la plupart des Acéphales, je suis très porté à croire que les cellules conjonctives intrafasciculaires forment autour de groupes de colonnettes musculaires des enveloppes comparables aux manchons pellucides des fibres cardiaques des Vertébrés.

Oreillettes.

Les oreillettes du cœur des Céphalopodes qui, au point de vue morphologique, sont de simples dilatations des veines branchiales, ont une tunique musculaire identique à celle de ces dernières, c'est-à-dire formée de fibres striées mal individualisées, constituées par de petites colonnettes musculaires creuses, ramifiées, plongées dans un sarcoplasma contenant les noyaux. Les fibrilles striées des colonnettes musculaires sont du type simple, sans disques minces.

Chez la Seiche, une partie de la couche épithéliale péricardique qui les recouvre est transformée en un épithélium vibratile et sécréteur.

Cœurs branchiaux.

Les cœurs branchiaux des Céphalopodes sont constitués suivant deux types très différents.

1° Chez l'Elédone, le Poulpe et la Seiche ils ont une paroi très épaisse, limitant une cavité tubiforme très réduite qui, envoyant dans cette paroi de nombreux canaux secondaires ramifiés, lui donnent une consistance spongieuse. La paroi de ces organes est formée, à la périphérie, par une mince couche d'un réseau serré (surtout chez l'Elédone et le Poulpe) de travées musculaires striées, qui n'envoie que de rares branches dans le reste de cette paroi qui n'est constituée en très grande partie que par des cellules glandulaires de caractère variable.

2° Chez les Calmars et les Sépioles, la paroi des cœurs branchiaux est mince et leur cavité relativement développée. Cette paroi a une constitution analogue à celle du cœur proprement

dit, c'est-à-dire qu'elle est formée par un réseau serré de travées musculaires émettant des branches faisant saillie dans la cavité de l'organe et également anastomosées entre elles de manière à faire paraître sa surface grossièrement réticulée. La surface libre de la paroi compacte et celle des travées saillantes est revêtue par une assise de très grandes cellules endothéliales à peu près semblables à celles de la paroi spongieuse du cœur branchial des Céphalopodes Octopodes et de la Seiche.

Les régions musculaires de la paroi des cœurs branchiaux sont irriguées par des vaisseaux propres contenant du sang artériel, alors que les régions cellulaires spongieuses sont simplement en rapport avec le sang veineux de la cavité de ces organes.

Les cellules propres de la paroi spongieuse des cœurs branchiaux des Céphalopodes Octopodes et de la Seiche, ainsi que les cellules endothéliales de ces mêmes organes chez les Calmars et les Sépioles, élaborent des pigments ou des granulations figurées dont la fonction est encore inconnue. Si ces éléments cellulaires ont des fonctions éliminatrices comme les expériences de certains auteurs (**Kowalevsky**, **Cuénot**) ont semblé le démontrer, je suis porté à supposer, étant donnée leur fine structure, qu'il s'agit de sécrétions internes, c'est-à-dire déversées dans le torrent circulatoire.

Une fonction éliminatrice externe ne peut d'ailleurs être attribuée aux cœurs branchiaux des Céphalopodes Octopodes, puisque ces organes ont perdu toute relation avec la cavité générale et font saillie dans la cavité palléale dont l'épithélium, reposant sur une couche de tissu conjonctif, les recouvre.

Appendices glandulaires.

Les appendices glandulaires de tous les Céphalopodes sont des organes creux de volume variable dont la cavité, en communication par un orifice en forme de fente avec la cavité péricardique, soit directement, soit par l'intermédiaire d'un diverticule, offre de plus ou moins nombreuses anfractuosités.

Chez la Seiche, ces organes sont relativement très développés et les anfractuosités de leur cavité se présentent sous la forme de villosités très compliquées.

Chez l'Elédone, le développement de ces organes est un peu moindre et les villosités moins compliquées.

Chez les Calmars, les Sépioles et surtout le Poulpe, ils sont encore plus réduits et leur cavité a une forme moins compliquée.

La cavité plus ou moins anfractueuse des appendices glandulaires est tapissée par une assise de cellules épithéliales en continuité avec les cellules péricardiques au niveau de l'orifice de ces organes.

Chez le Poulpe, les cellules péricardiques n'ont pas de cuticule striée et pénètrent sans se modifier dans la cavité de l'appendice. Quand les cellules péricardiques possèdent une cuticule striée, elles peuvent dans leur nouvelle position : ou la garder et ne subir aucune modification importante (Seiche), ou la perdre et se transformer beaucoup (Calmar, Elédone, Sépiole).

Les appendices glandulaires, comme les régions cellulaires spongieuses des cœurs branchiaux, sont simplement irrigués par du sang veineux.

Les appendices glandulaires ont sûrement une fonction éliminatrice externe.

Outre ces conclusions directes, je crois pouvoir en formuler d'autres qui sont non seulement intéressantes pour l'anatomie générale du tissu musculaire, mais encore pour la biologie générale.

Chez une espèce déterminée de Mollusques et dans des organes voisins par leur fonction, les fibres musculaires peuvent être constituées par des fibrilles différentes. Là où les contractions doivent être rapides et soutenues, on trouve des fibrilles striées du type composé (cœur et cœurs branchiaux des Céphalopodes). Là où ces contractions doivent être moins énergiques, il y a seulement des fibrilles striées du type simple (vaisseaux sanguins et oreillettes des mêmes Mollusques [1]).

1. Ces résultats conservent toute leur valeur quand même on montrerait l'existence de disques minces dans les fibrilles des oreillettes et des vaisseaux sanguins, car ces organes, ainsi que le cœur et les cœurs branchiaux, fixés par moi-même dans des conditions identiques, ont montré des fibrilles ne se comportant pas de la même façon vis-à-vis des réactifs colorants et dont la hauteur des éléments musculaires est très différente.

Il résulte de ces faits que c'est le mode de contraction d'un organe musculaire qui détermine la structure de ses fibrilles contractiles. Donc l'axiome d'anatomie et physiologie macroscopiques, « la fonction crée l'organe », convient également à l'anatomie et à la physiologie microscopiques.

Une autre conséquence, c'est que pour un groupe d'animaux, ce n'est pas dans la structure fine d'un organe qu'il faut aller chercher des données en faveur de telle ou telle phylogénie, puisque cette structure fine est liée à leur fonction qui peut varier dans des limites plus ou moins étendues chez ces différents animaux. Les deux exemples suivants viennent encore à l'appui de cette remarque. Dans les cœurs de Gastéropodes voisins, fixés dans les mêmes conditions, on trouve des fibrilles striées appartenant au type simple ou au type composé [1].

1° *Buccinum undatum* = type composé; *Cassidaria thyrrena* et *Pterotrachea coronata* = type simple.

2° *Hyalæ tridentata* = type composé; *Aplysia depilans* et *Scaphander lignarius* = type simple.

Est-il possible, dans ces deux exemples, d'attribuer à la plus ou moins grande énergie que doivent avoir les contractions la nature des fibrilles striées, c'est ce que je ne puis dire pour le moment.

Si la nature de la striation des fibrilles ne peut fournir des indications précises sur la phylogénie des Mollusques, la disposition de ces fibrilles dans les fibres peut au contraire donner quelques résultats.

En effet, chez tous les Céphalopodes, les fibres appartiennent au premier type que j'ai distingué, c'est-à-dire constituées par une colonne sarcoplasmique renfermant les noyaux et entourée d'une écorce de fibrilles. Chez les Décapodes, il n'existe qu'une seule assise de fibrilles à la périphérie des fibres, tandis que chez les Octopodes, celles-ci sont groupées en petites colonnettes creuses. Au point de vue de la complication de la structure, on peut dire que les premiers sont moins évolués que les seconds, ce qui est d'accord avec les données actuelles de l'anatomie comparée et de la paléontologie.

1. Observation analogue à celle faite précédemment.

Chez tous les Gastéropodes, les fibres sont bien individualisées et appartiennent soit au premier type, soit au second, caractérisé par la grande réduction de la colonne sarcoplasmique libre. Chez les Acéphales, les fibres appartiennent soit au premier type, soit surtout au troisième caractérisé par de petites colonnettes musculaires creuses réparties irrégulièrement avec les noyaux dans un sarcoplasma général. Il est bon cependant d'ajouter que chez quelques-uns d'entre eux, ces deux types de fibres peuvent parfois se rencontrer côte à côte (Voy. les tableaux, p. 536).

Bibliographie.

Cœur proprement dit des Mollusques.

1898. Bergh (R. S.). — Beiträge zur vergleichenden Histologie. *Anat. Hefte von* Merkel *u.* Bonnet. Abth. 1, Bd X. Ueber Gefässwandungen bei Mollusken.

1869. Boll (Fr.). — Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. *Arch. f. mik. Anat.* Bd V, supplément.

1862-1866. Bronn (H. G.). — *Die Klassen und Ordnungen der Weichthiere.* Bd III : Malacozoa. I. Malacozoa Acephala, p. 368 et II. Malacozoa Cephalophora, fortgesetzt von W. Keferstein, p. 699, 829, 974 et 1207.

1880. Chatin (J.). — Sur les muscles striés des Pectinidés. *C. R. Soc. de Biol.*

1876. Darwin (F.). — On the Structure of the Snail's Heart. *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. X, p. 506.

1877. Dogiel (J.). — Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. *Arch. f. mik. Anat.* Bd XIV, p. 59.

1888 *a*. Fol (H.). — Sur la structure microscopique des muscles des Mollusques. *C. R. Acad. des Sc.*, p. 306.

1888 *b*. Fol (H.). — Sur la répartition du tissu musculaire strié chez divers Invertébrés. *C. R. Acad. des Sc.*, p. 1178.

1896. Fol (H.). — *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie.* Leipzig, W. Engelmann.

1884. Haller (Bela). — Untersuchungen über die Rhipidoglossen, Erste Studie. *Morphol. Jahrb.* Bd IX, p. 61.

1890. Haller (Bela). — Die Morphologie der Prosobranchier. *Morphol. Jahrb.* Bd XVI, p. 290.

1900. Lang (A.). — *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere.* Erste lieferung : Mollusca. Iena.

1850. Lebert. — Recherches sur la formation des muscles dans les animaux Vertébrés, et sur la structure de la fibre musculaire dans les diverses classes d'animaux. *Ann. des Sc. nat.*, t. XIII.

1850. Leydig (F.). — Ueber Paludina vivipara. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd II, p. 170 et 171, Taf. XII.

1904 *c*. Mader. — Sur les fibres musculaires du cœur chez la Nasse. *C. R. Acad. des Sc.*, 13 juin.

1904 *a*. Marceau (F.). — Note sur la structure du cœur chez les Céphalopodes. *Bull. de la Soc. d'hist. nat. du Doubs* et *C. R. Acad. des Sc.*, 9 mai.

1904 *d*. Marceau (F.). — Note sur la structure du cœur chez les Gastéropodes et les Lamellibranches. *Bull. de la Soc. d'hist. nat. du Doubs* et *C. R. Acad. des Sc.*, 11 juillet.

1869. Margo (Th.). — Ueber die Muskelfasern der Mollusken. *Sitzungsb. d. Akad. d. Wiss. zu Wien.* Math.-nat. Cl., Bd XXXIX.

1888. Marshall (C. F.). — Observations on the structure and distribution of striped and unstriped muscle in the animal kingdom, and a theory of muscular contraction. *Quart. Journ. of mic. Sc.*, vol. XXVIII.

1853. Müller (H.). — Bau der Cephalopoden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd IV, p. 345.

1901. Prenant (A.). — Sur les « fibres striées » des Invertébrés. *Bibliog. Anat.*, t. IX, p. 228.

1903. Prenant (A.). — Sur les « fibres striées » des Invertébrés. *C. R. Soc. de Biol.*, p. 1041.

1902. Schneider (K. C.). — *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere.* p. 552, Iena.

1869. Schwalbe (G.). — Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere. *Arch. f. mik. Anat.* Bd V, p. 228 et 229.

1904 *b*. Vigier (P.). — Structure des fibres musculaires du cœur chez les Mollusques. *C. R. Acad. des Sc.*, 13 juin.

1904 *e*. Vigier (P.) et Vlès (F.). — Sur l'histologie du myocarde chez des Mollusques primitifs. *C. R. Acad. Sc.*, 26 décembre.

1904 *f*. Vigier (P.) et Vlès (F.). — Structure histologique des éléments musculaires du cœur chez les Mollusques. *Bull. Soc. Zool. de France*, séance du 27 décembre.

1861. Weismann (A.). — Ueber die Muskulatur des Herzens beim Menschen und der Thierreiche. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Reichert's u. Du Bois Reymond.*

Cœurs branchiaux et appendices glandulaires des Céphalopodes.

1877. Bobretzky. — Recherches sur le développement des Céphalopodes. *Mém. de la Soc. des amis des Sc. nat.*, t. XXIV, p. 42.

1891. Cuénot (L.). — Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale (2[e] partie : Invertébrés). *Arch. de Zool. exp. et gén.*, t. IX, p. 22.

1899. Cuénot (L.). — L'excrétion chez les Mollusques. *Arch. Belges de Biol.*, t. XVI, p. 49.

1817. Cuvier (G.). — *Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques*, Paris.

1893. Faussek. — Ueber den sogenannten « weissen Körper », etc. *Mém. Acad. Imp. Sc. Saint-Pétersbourg*, 7[e] série, t. XLI, n° 9.

1835-1848. Férussac (A.-E.) et d'Orbigny (A.). — *Histoire naturelle générale et particulière des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles.* Paris.

1878. Frédéricq (L.). — Recherches sur la physiologie du Poulpe commun. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, t. VII, p. 562.

1883. Grobben (C.). — Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. *Arbeit. a. d. Zool. Inst. d. Univers. Wien*, Bd V.

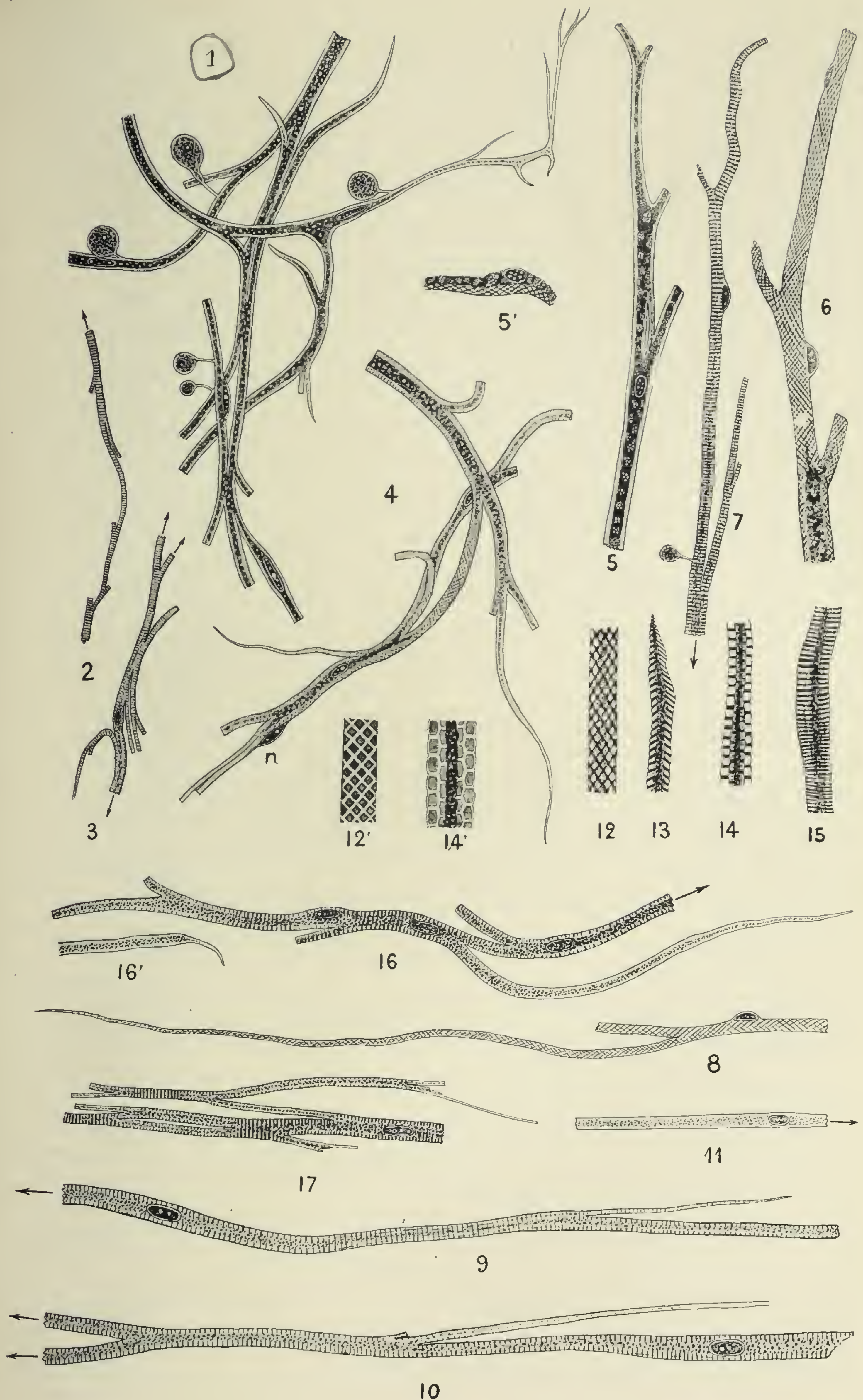
1861. Hancock (A.). — On certain points in the anatomy and physiology of the Dibranchiate Cephalopoda. *The Natural History Review*, p. 480.

1889. Kowalevsky. — Ein Beiträge zur Kenntniss der Eckretionsorgane. *Biolog. Centralbl.* Bd IX, n° 2, 3, 4 (voir *Arch. de Zool. exp. et gén.* [N. et R. 1889]).

1885. Ransom. — On the cardiac rhythm of Invertebrata. *Journ. of Physiol.*, Vol. V, p. 261.

1886. Schimkewitsch (W.). — Note sur le développement des Céphalopodes. *Zool. Anz.* Bd IX, p. 205.

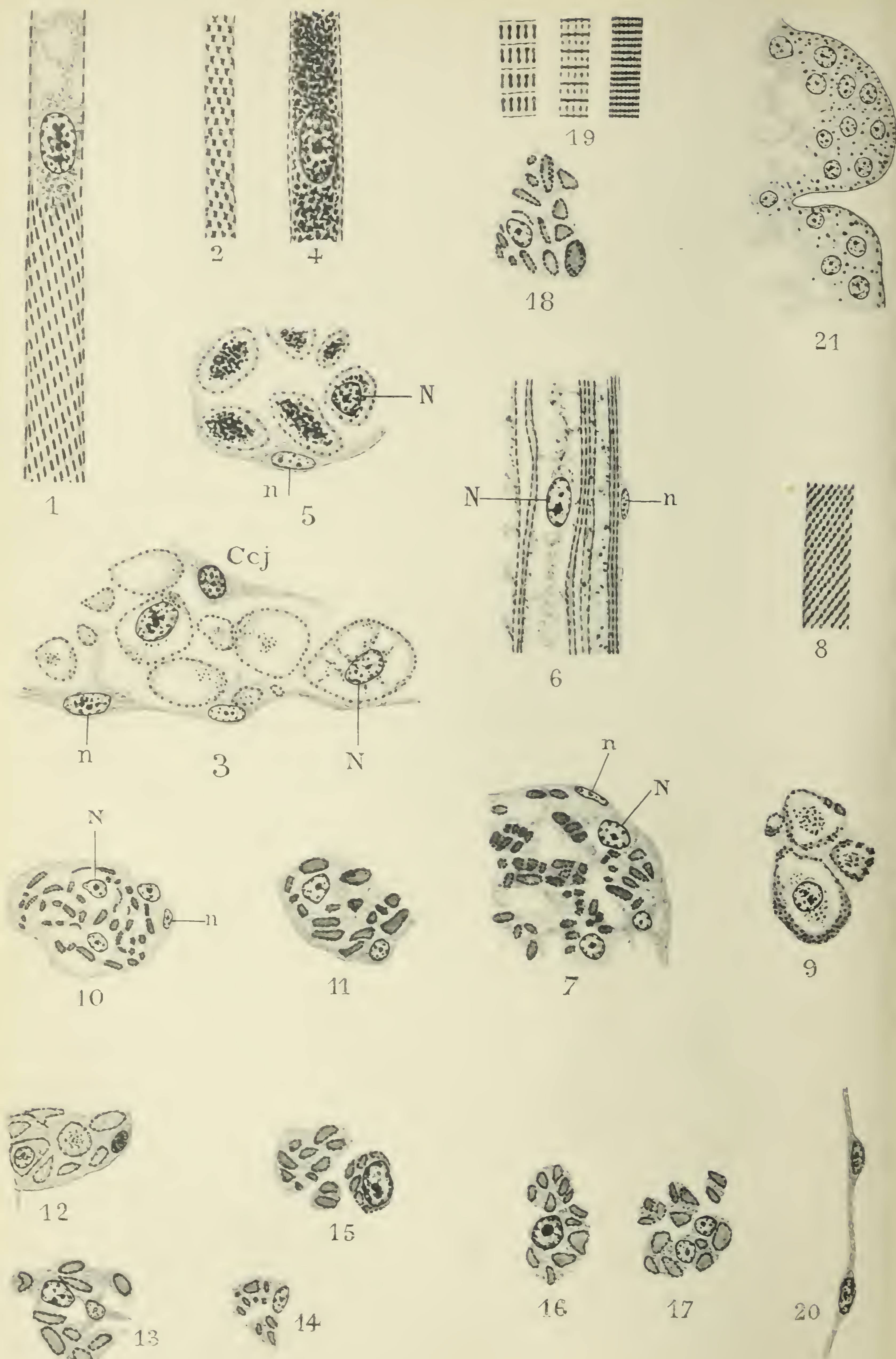
1880. Vigelius (W. J.). — Ueber das Excretionssystem der Cephalopoden. *Niederl. Arch. f. Zool.* Bd V, H. 2, p. 169.



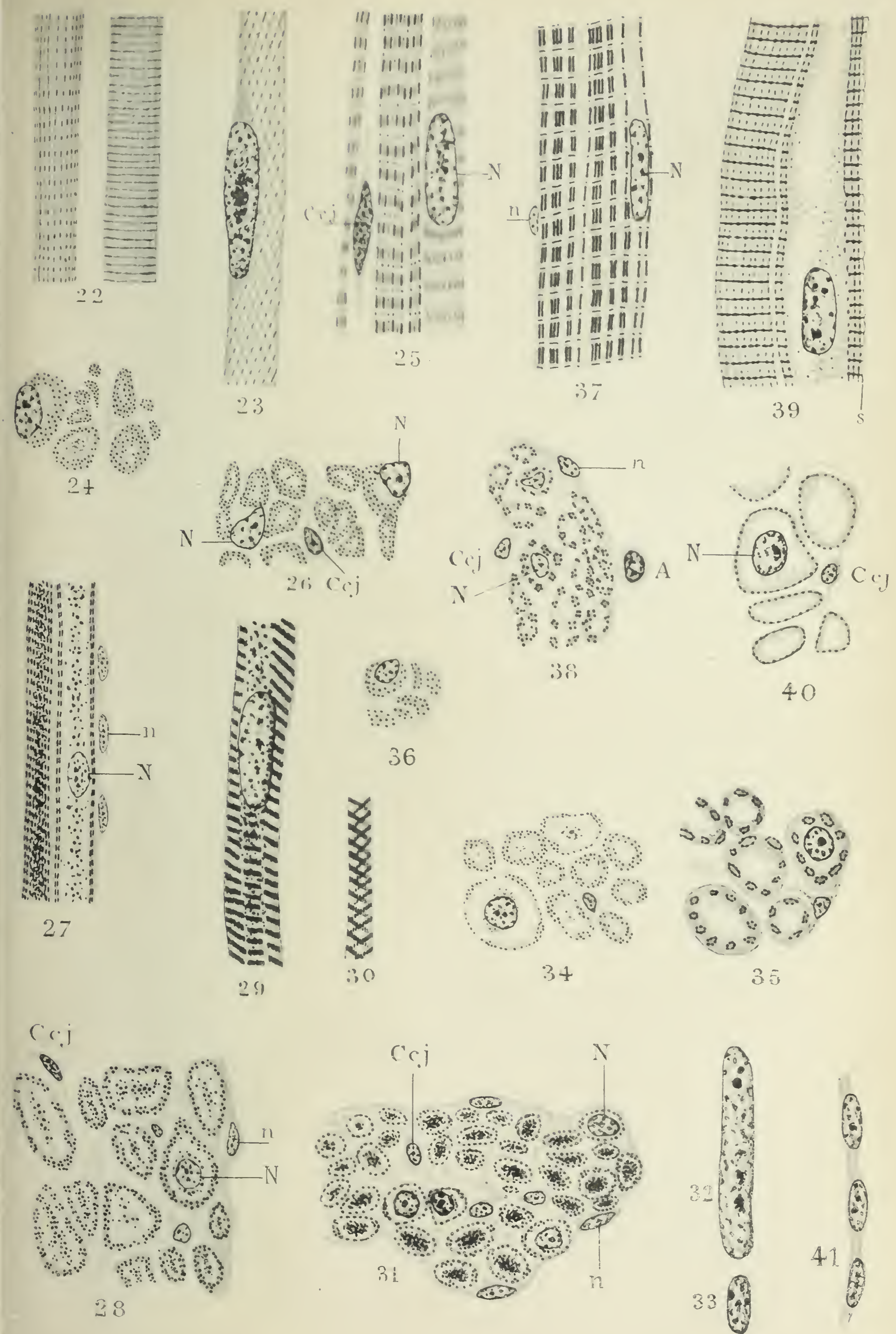
F. Marceau, del.

Phototypie Berthaud, Paris

Masson & Cie, Éditeurs



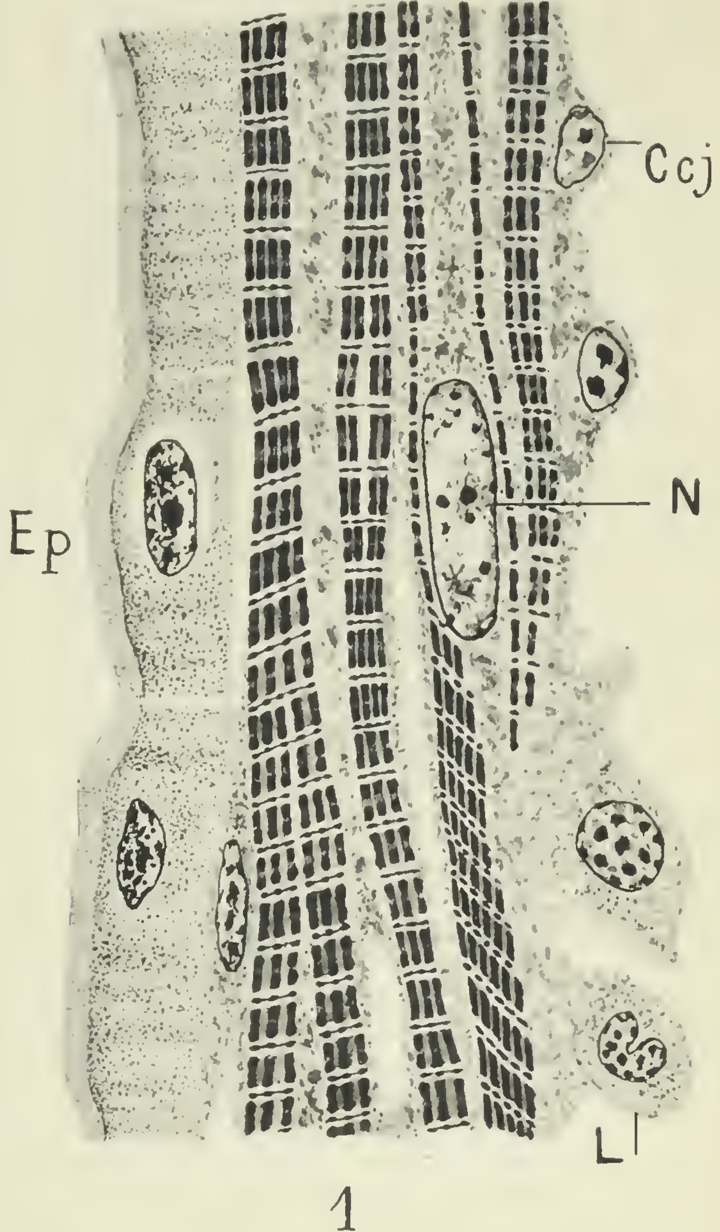
F. Marceau, del.



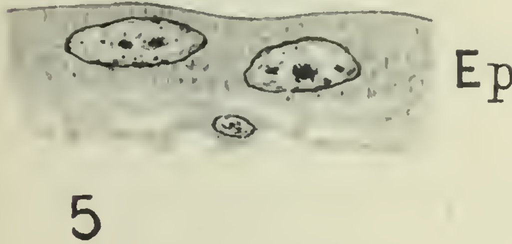
Phototypie Berthaud, Paris



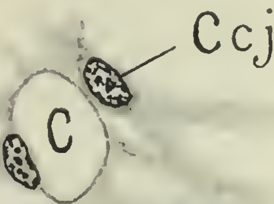
4

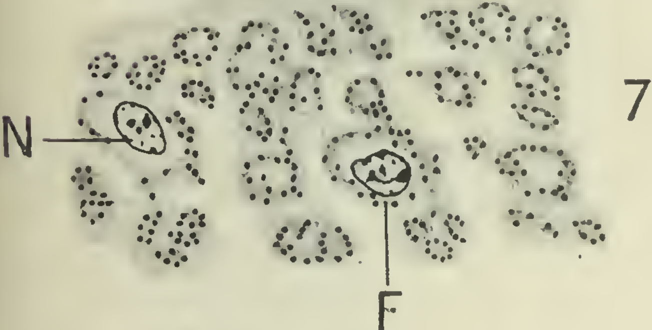


1

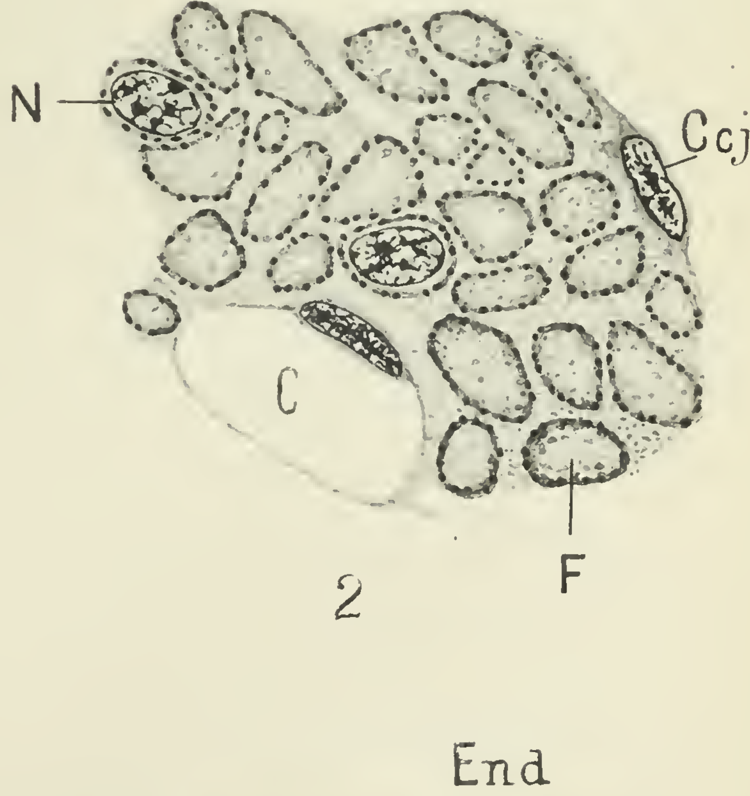


5

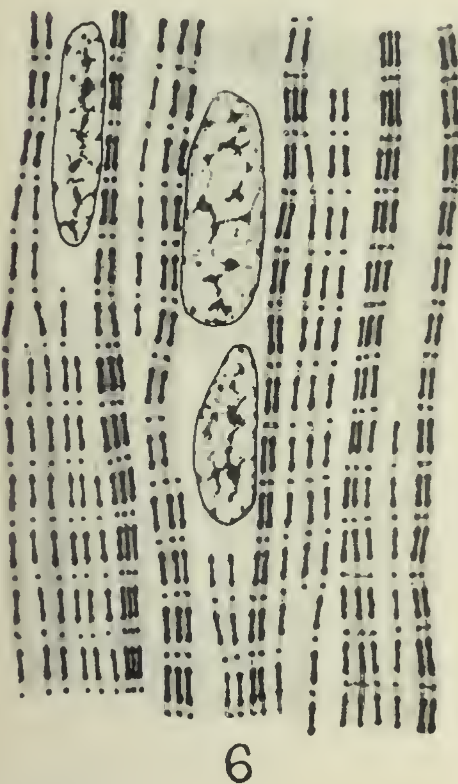




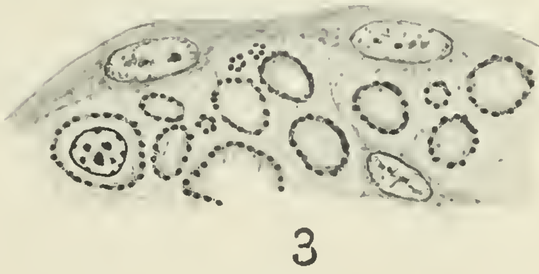
7



2



6



3

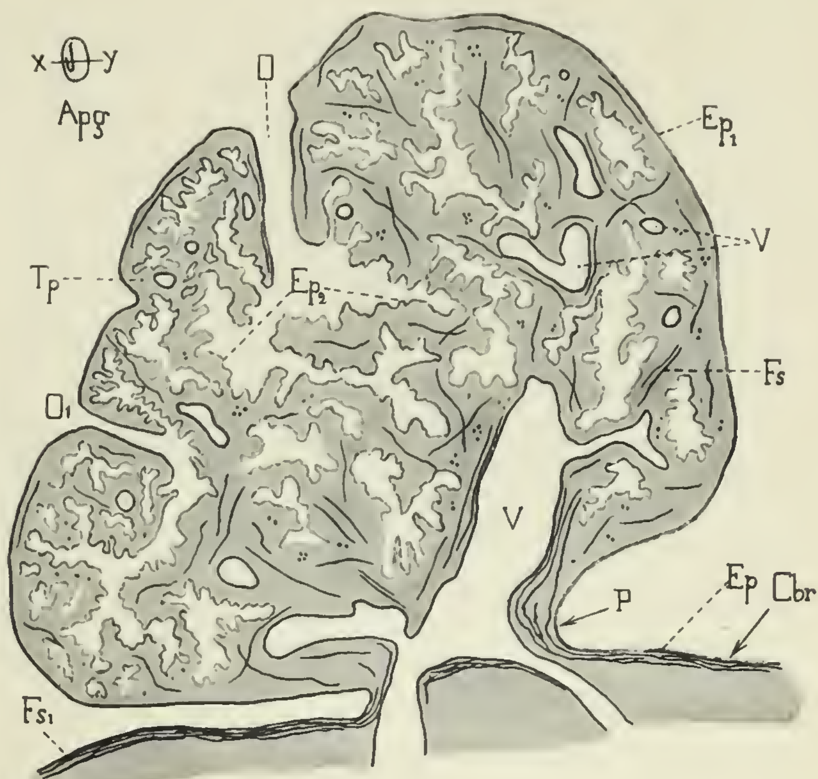
F. Marceau, del.

Phototypie Berthaud, Paris

Masson & Cie, Éditeurs



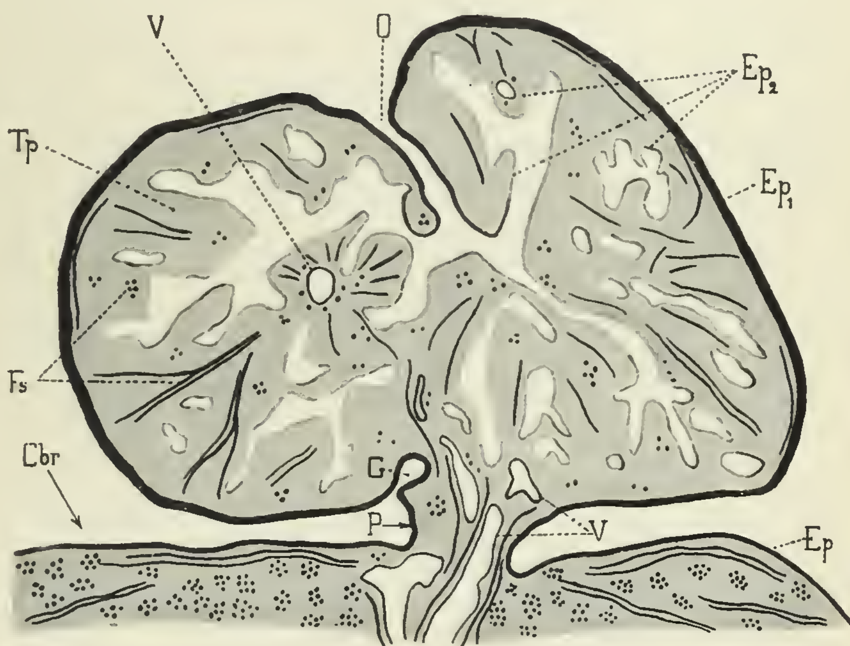
3



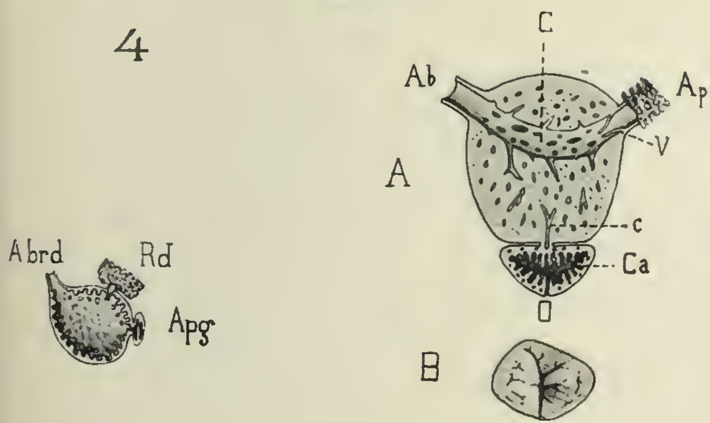
6



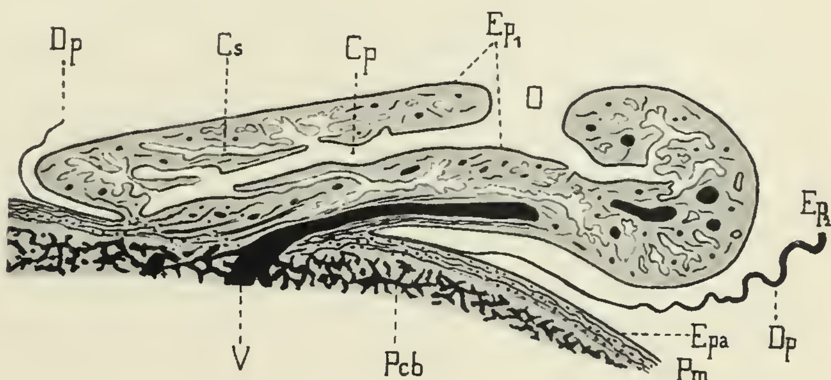
4



5



2 1



7

F. Marceau, del. Phototypie Berthaud, Paris

Masson & Cie, Éditeurs

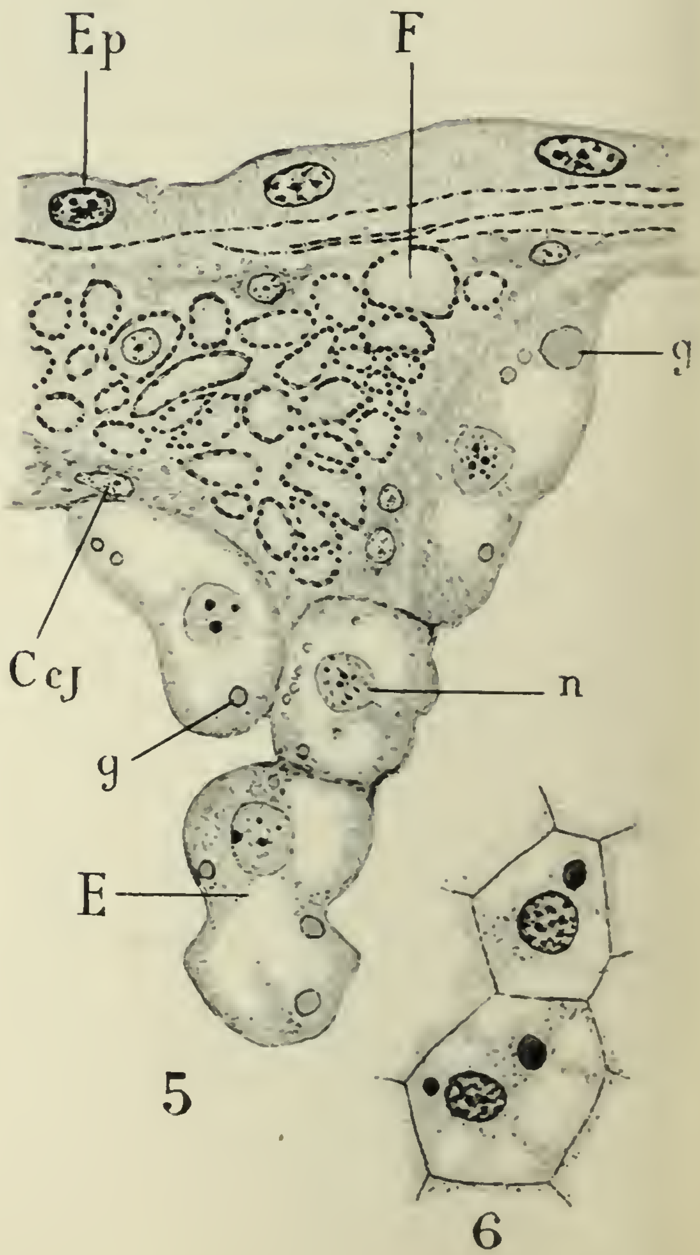
Ff
E
Cs
Ccj
Ccj
N
Cs

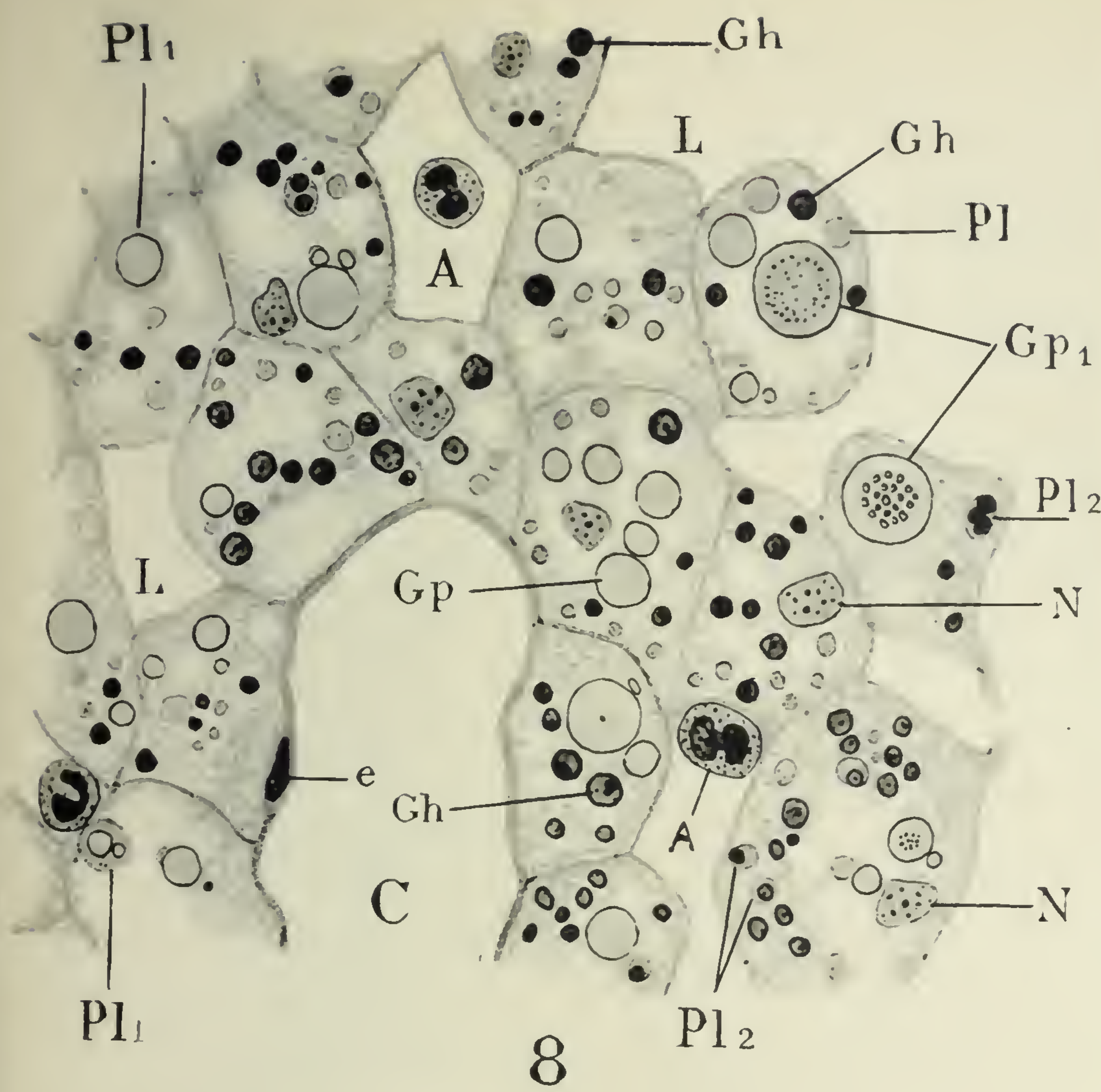
1

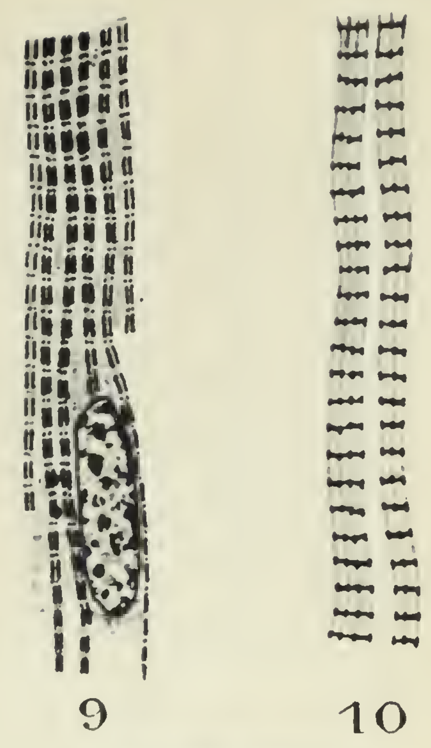
N
n
g
E
g

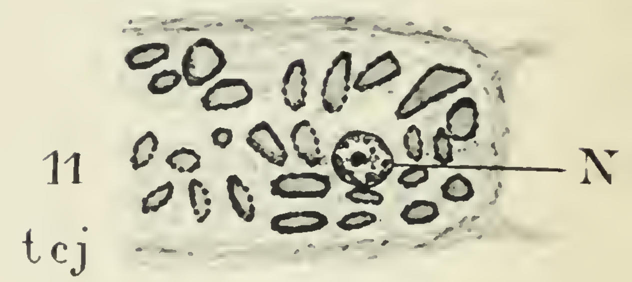
4

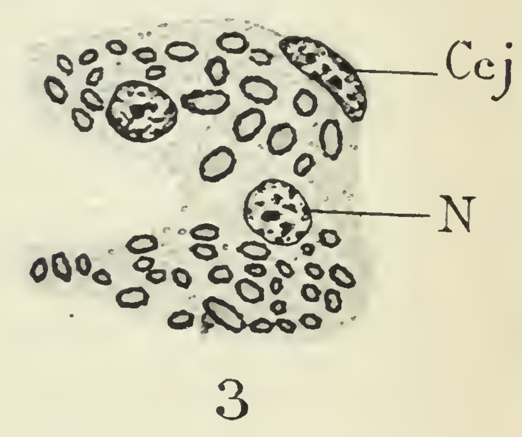


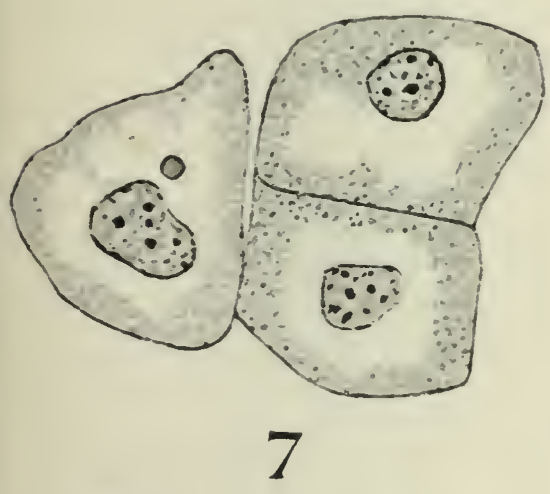




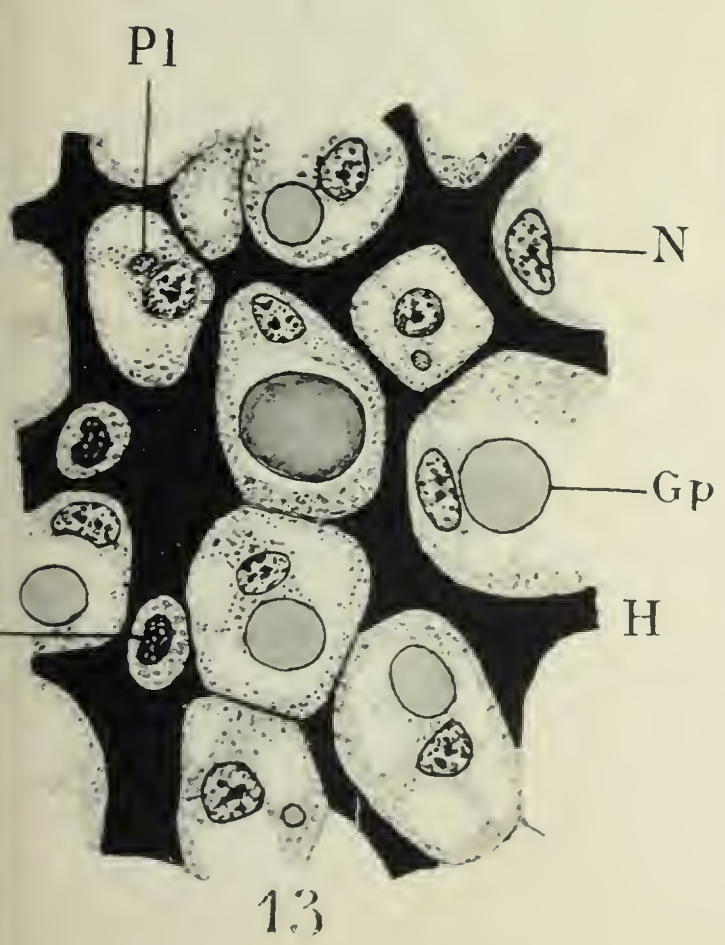


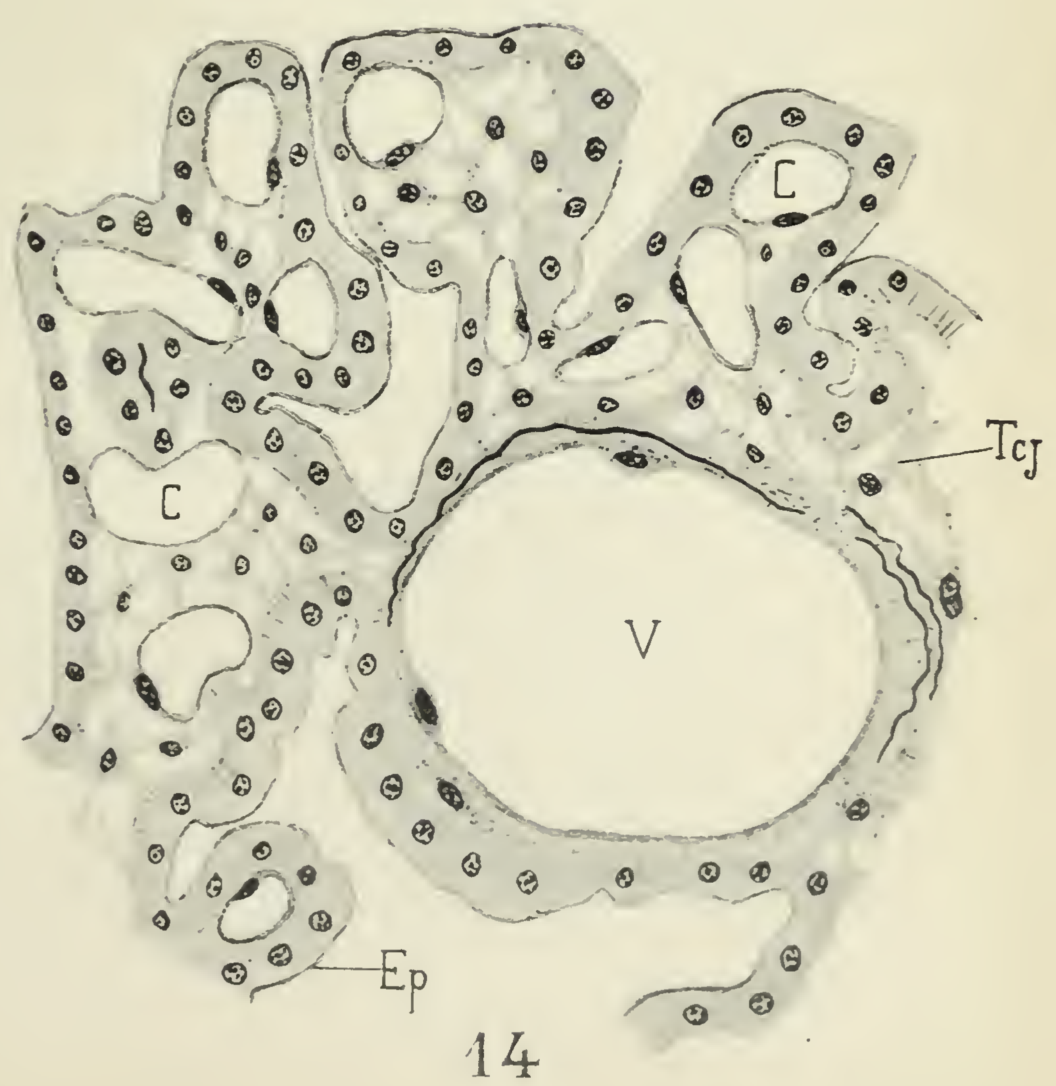




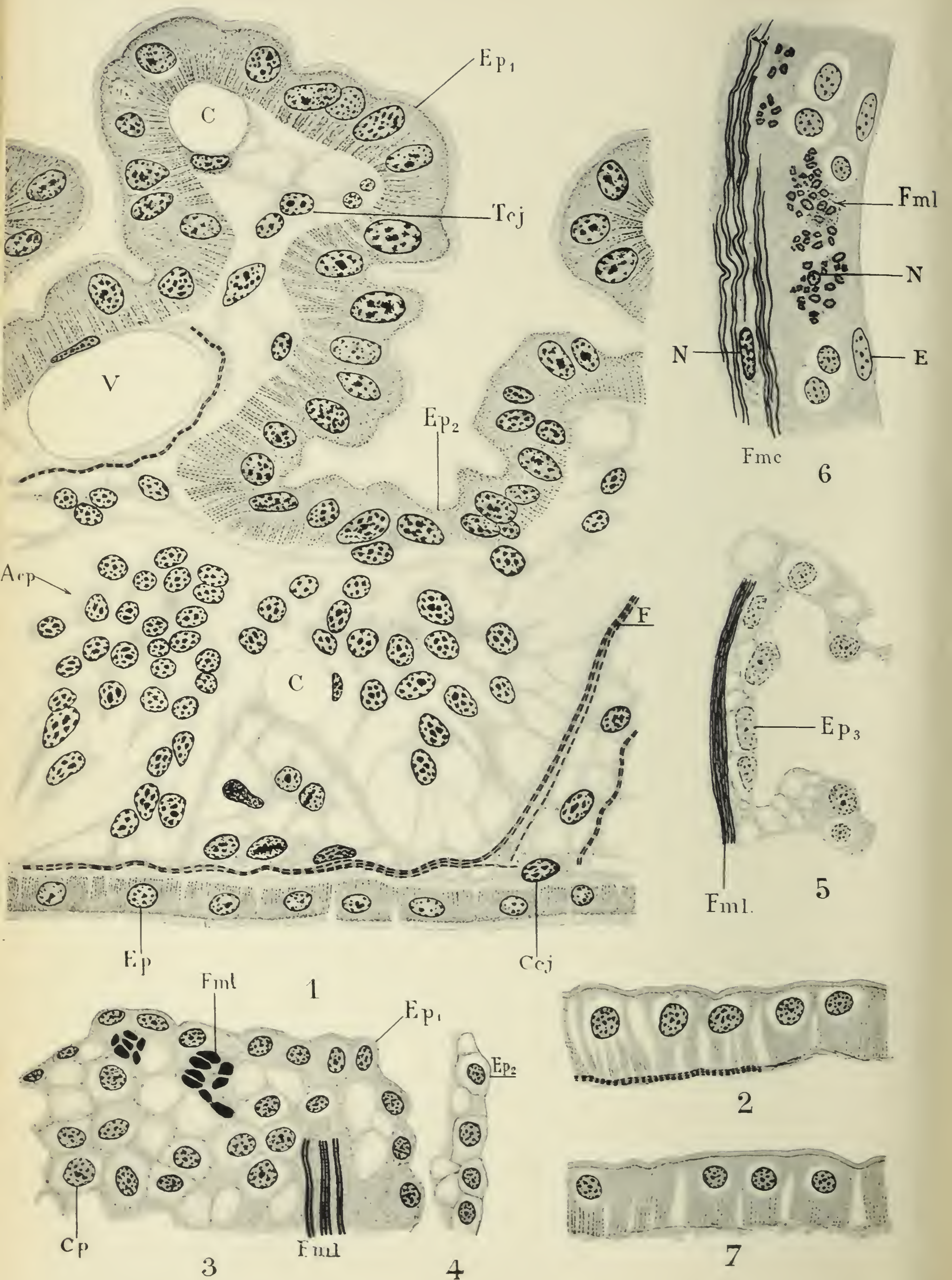




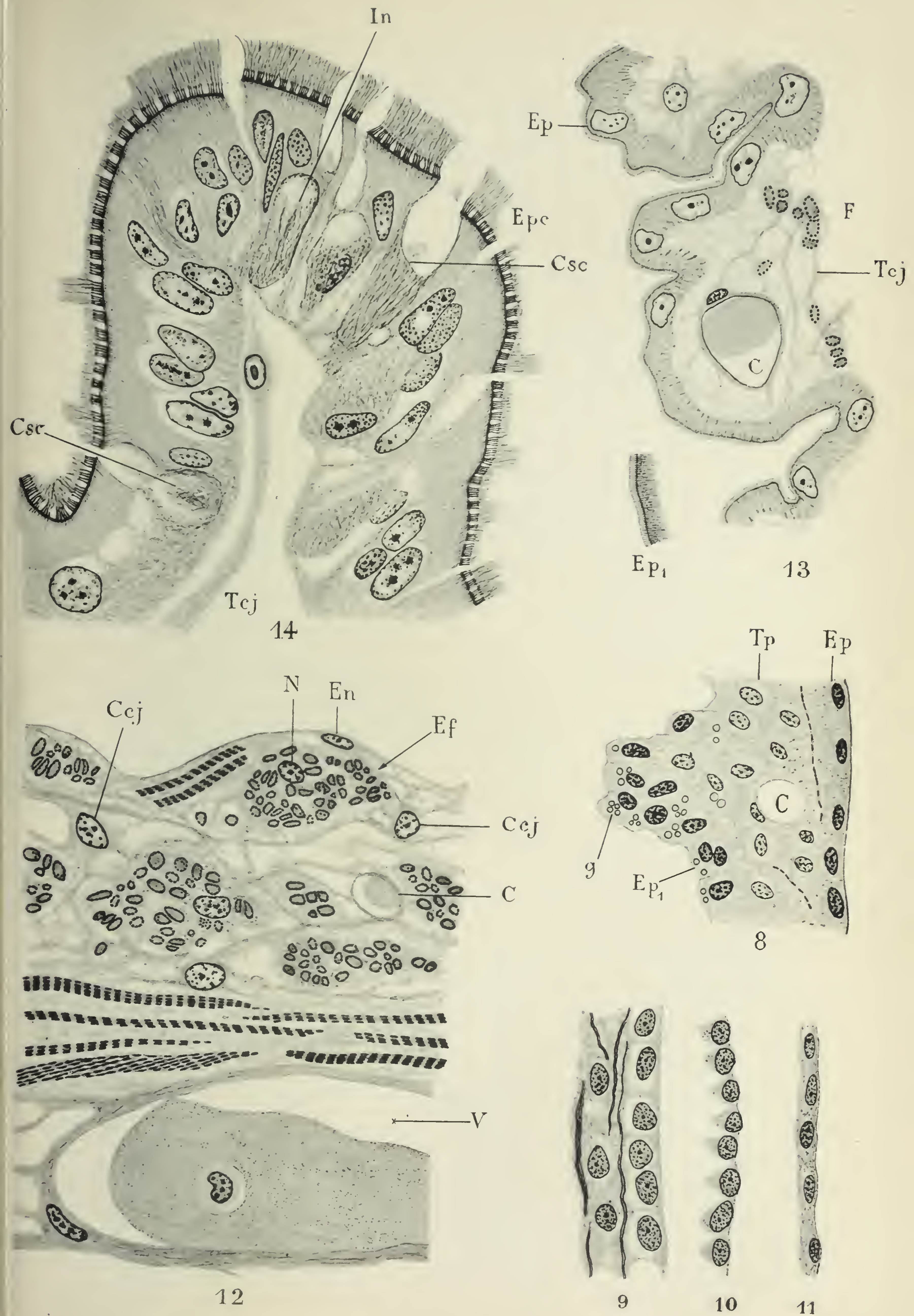




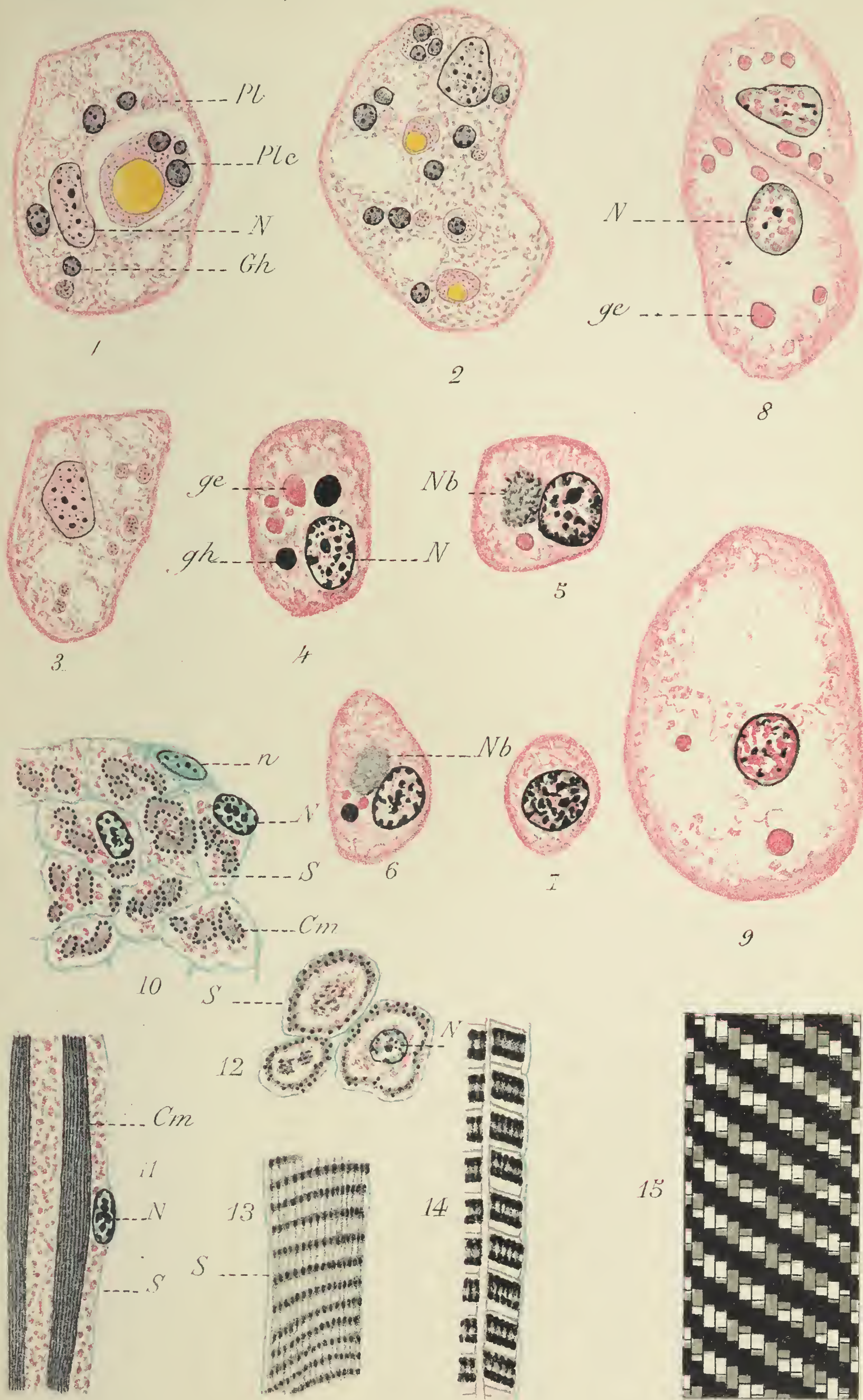
Phototypie Berthaud, Paris



F. Marceau, del.



Phototypie Berthaud, Paris



F. Murceau, del. Imp. L. Lafontaine, Paris. O. Cassas, lith.
Masson et C.ie, éditeurs.

Explication des planches.

Planche XX.

Fragments de travées musculaires cardiaques de différents Mollusques, isolés après macération dans l'acide azotique à 20 p. 100 et présentant, à côté d'extrémités naturelles régulièrement effilées, des traces de ruptures artificielles.

Toutes les figures de cette planche, sauf 5 bis, 6, 12, 13, 14, 15, 12 bis et 14 bis, ont été dessinées à la chambre claire au niveau de la table de travail (obj. 8 Stiassnie, ocul. 2). Les figures 5 bis, 6, 12, 13, 14 et 15 ont été dessinées avec le même objectif et l'ocul. comp. 9. Toutes ces figures ont été réduites de moitié pour la reproduction. Grossissement définitif : fig. 5 bis, 6, 12, 13, 14 et 15 = 375 diam.; autres figures = 300 diam.

Fig. 1. — *Réseau assez compliqué de fibres cardiaques isolé dans le ventricule d'Anodonta cygnea.* Les fibres ont un axe sarcoplasmique granuleux développé renfermant les noyaux et entouré d'une mince écorce qui paraît sans structure. Elles présentent des branches libres régulièrement effilées. A ces fibres sont appendues des cellules nerveuses pyriformes dont le protoplasma est très granuleux.

Fig. 2 et 3. — *Fragments de fibres cardiaques d'Ostrea edulis.* Ces fibres sont très grêles, fréquemment anastomosées et paraissent très finemen striées transversalement.

Fig. 4. — *Fragment du réseau de fibres cardiaques de Pholas dactylus.* Ces fibres ont un axe sarcoplasmique granuleux moins développé que chez l'Anodonte et leur écorce paraît soit striée transversalement, soit doublement striée obliquement. Ce fragment est muni de branches libres régulièrement effilées.

Fig. 5. — *Fragment de fibre cardiaque de Dosinia exoleta.* La fibre a un axe sarcoplasmique granuleux développé et très apparent. L'écorce paraît homogène, mais à un plus fort grossissement, elle paraît doublement striée obliquement (fig. 5 bis).

Fig. 6. — *Fragment de fibre cardiaque de Cardium norvegicum.* L'écorce, qui cache parfois l'axe sarcoplasmique, paraît doublement striée obliquement. Les noyaux sont situés en dehors de l'écorce contractile. Ce fragment porte une extrémité libre digitiforme.

Fig. 7. — *Fragment de fibre cardiaque du Pecten maximus.* La fibre paraît striée transversalement et ses noyaux sont axiaux; elle porte une cellule nerveuse pyriforme.

Fig. 8. — *Fragment de fibre cardiaque de Ensis siliqua.* Cette fibre est très mince, munie d'une branche libre très longuement effilée et son noyau est en dehors de l'écorce contractile qui paraît doublement striée obliquement.

Fig. 9. — *Fragment de fibre cardiaque de Buccinum undatum.* Elle est

munie d'une branche libre régulièrement effilée, son noyau semble être axial et l'écorce paraît striée transversalement.

Fig. 10. — *Fragment d'une fibre de même aspect chez l'Escargot des vignes.*

Fig. 11. — *Fragment d'une fibre cardiaque de Scaphander lignarius.* Cette fibre est mince, munie d'un noyau axial et son écorce paraît sans structure.

Fig. 12, 13, 14 et 15. — *Courts fragments de fibres cardiaques d'Helix pomatia plus fortement grossis (obj. 8, ocul. comp. 9) pour montrer les différents aspects de la striation.* Pour la facilité de l'exécution du dessin, les lignes claires ont été représentées en gris foncé et vice versa. Les figures 12 bis et 14 bis, exécutées à une plus grande échelle, reproduisent l'aspect réel des figures 12 et 14.

Fig. 16. — *Fragment d'une fibre cardiaque d'Octopus vulgaris munie d'une branche libre longuement effilée.* Ce fragment a un axe sarcoplasmique granuleux contenant les noyaux et une écorce striée transversalement. En 16 bis, est une branche effilée assez brusquement.

Fig. 17. — *Fragment analogue chez Loligo vulgaris et offrant le même aspect.*

Planche XXI.

Structure du cœur des Acéphales et des Gastéropodes.

Toutes les figures de cette planche proviennent de coupes colorées à l'hématoxyline ferrique ou à l'hématoxyline ferrique-éosine (les teintes rouges ont été représentées en gris). Elles ont été dessinées à la chambre claire au niveau de la table de travail. Obj. 1/18 im. hom. ocul. comp. 9. Elles ont été réduites de 1/4 pour la reproduction. Grossissement définitif = 1125 diam. Moitié gauche de la planche (fig. 1 à 20) : cœur d'Acéphales. Moitié droite (fig. 21 à 41) : cœur des Amphineures et des Gastéropodes.

Lettres communes aux figures : *N*, noyau d'une fibre; *n*, noyau d'une cellule périphérique des travées (cellule endothéliale); *Ccj*, cellule conjonctive intratrabéculaire.

Fig. 1. — *Fibre cardiaque d'Anodonta cygnea, cœur fixé en extension.* La partie supérieure dessinée, avec mise au point profonde, montre le noyau et de nombreuses granulations sarcoplasmiques. La partie inférieure, dessinée avec mise au point superficielle, montre une sorte de double striation oblique déterminée par les fibrilles striées du type simple enroulées en hélice à très long pas, et par leurs séries transversales de disques sombres disposés également en lignes obliques d'inclinaison opposée.

Fig. 2. — *Fibre du même Mollusque de plus faible diamètre.* La vision simultanée des fibrilles hétérogènes enroulées en hélice des deux faces de la fibre donne l'illusion d'une double striation oblique, analogue à celle que l'on observe dans les fibres des muscles adducteurs de la plupart des Acéphales, lesquelles ont un faible diamètre.

Fig. 3. — *Coupe transversale d'un fragment de travée du même Mollusque.*

Les fibres ont un diamètre assez considérable et ne comprennent qu'une seule assise périphérique de fibrilles. La travée est limitée par une membrane contenant de petits noyaux aplatis (*n*) qui est un véritable endothélium ou tout au moins en remplit les fonctions.

FIG. 4. — *Fragment d'une fibre d'Unio margaritana.* L'abondance et la forte coloration des granulations sarcoplasmiques masque la striation qui n'est visible que sur les bords de la fibre.

FIG. 5. — *Coupe transversale d'un fragment de travée du même Mollusque.* Même constitution que chez l'Anodonte.

FIG. 6 et 7. — *Coupes longitudinale et transversale de fragments de travées chez Pecten maximus.* Les fibrilles, parallèles à l'axe de la fibre, sont très fines et très finement striées (elles paraissent être du type simple; cependant, dans d'autres préparations, j'en ai vu du type composé). La coupe transversale montre que les fibres sont mal individualisées et formées de petites colonnettes musculaires creuses réparties irrégulièrement dans le sarcoplasma renfermant les noyaux. Cette non-individualisation n'est qu'apparente et à l'aide de la triple coloration à l'hématoxyline ferrique méthyl-éosine vert lumière, on peut faire apparaître les limites des fibres (Voy. Pl. XXVI, fig. 10).

FIG. 8. — *Fragment d'une fibre de Pholas dactylus contractée, avec mise au point superficielle.* Les fibrilles hétérogènes de cette fibre, enroulées en hélice, dessinent un damier oblique très fin et très régulier, analogue à celui des fibres de l'Anodonte, mais dont les éléments ont une bien plus faible dimension. Cette image peut aussi bien être interprétée comme produite par des fibrilles striées du type simple, parallèles à l'axe de la fibre, mais dont les éléments correspondants sont alignés en bandes hélicoïdales ou bien encore alternent régulièrement d'une fibrille à l'autre.

FIG. 9. — *Coupe transversale de quelques fibres du même Mollusque.* Ces fibres sont constituées par une colonne sarcoplasmique granuleuse développée, à la surface de laquelle sont plusieurs assises de fibrilles disposées un peu irrégulièrement.

FIG. 10 à 18. — Coupes de fragments de travées de divers Acéphales ayant des fibres constituées comme celles du *Pecten*, sauf la figure 12. Fig. 10, *Anomia ephippium.* Fig. 11, *Ostrea edulis.* Fig. 12, *Tapes decussatus* (fibres constituées sur le même type que celles de l'Anodonte). Fig. 13, *Donax trunculus.* Fig. 14, *Isocardia cor.* Fig. 15, *Cardium norvegicum.* Fig. 16, *Lutraria elliptica.* Fig. 17, *Mactra glauca.* Fig. 18, *Lima inflata.*

FIG. 19. — *Fragments de fibres de Lima inflata fixées à divers états.* A gauche, en relâchement (les disques minces sont visibles); au milieu, en demi-contraction ; à droite, en contraction complète.

FIG. 20. — *Épithélium péricardique de Pecten maximus.*

FIG. 21. — *Épithélium stratifié recouvrant le cœur d'Anomia ephippium qui est libre dans la cavité palléale.*

FIG. 22. — *Fibres de Cassidaria thyrrena.* Elles ont une écorce de très fines fibrilles striées du type simple parallèles à l'axe de la fibre; celle de

gauche a été fixée à l'état de repos, celle de droite à l'état de contraction.

Fig. 23. — *Fibre du même Mollusque* munie de très fines fibrilles striées du type simple (les disques sombres sont à peine distincts) enroulées en hélices inverses de faible pas et faisant paraître une double striation oblique. Cette fibre est munie d'un noyau situé en dehors de l'écorce contractile.

Fig. 24. — *Coupe transversale de quelques fibres du même Mollusque* montrant les positions relatives du sarcoplasma, du noyau et des fibrilles.

Fig. 25. — *Fibres de Buccinum undatum.* Elles ont des fibrilles striées du type composé et parallèles à l'axe de la fibre.

Fig. 26. — *Coupe transversale de quelques fibres du même Mollusque.* Ces fibres sont constituées comme celles de *Cassidaria thyrrena*, les noyaux sont accolés aux colonnettes musculaires ou bien en paraissent indépendants.

Fig. 27. — *Fibres de la périphérie d'une travée d'Arion rufus.* Elles ont une colonne sarcoplasmique axiale développée, granuleuse, renfermant les noyaux. Leur écorce contractile est formée de fibrilles striées du type simple, parallèles à l'axe de la fibre et dont les éléments contractiles correspondants sont assez souvent disposés en bandes obliques. La fibre superficielle est revêtue d'une couche de cellules endothéliales à noyaux assez saillants.

Fig. 28. — *Coupe transversale d'un fragment de travée du même Mollusque.* Les fibres ont une écorce de fibrilles comprenant plusieurs assises irrégulièrement disposées. On voit l'endothélium et des cellules conjonctives intrafasciculaires.

Fig. 29. — *Fibre d'Helix pomatia constituée comme celle d'Arion rufus.*

Fig. 30. — *Fibre de faible diamètre du même Mollusque* montrant une sorte de double striation oblique. Cette apparence est due à la vision simultanée des éléments contractiles des deux faces de la fibre, lesquels sont disposés en bandes hélicoïdales (Comparer avec la figure théorique n° 15, Pl. XXVI).

Fig. 31. — *Coupe transversale d'un fragment de travée du même Mollusque constituée comme celle d'Arion rufus.*

Fig. 32 et 33. — *Noyau d'une fibre et noyau d'une cellule endothéliale d'Helix pomatia vus suivant leur grande dimension.*

Fig. 34. — *Coupe transversale de quelques fibres de Scaphander lignarius.* Elles sont constituées comme celles d'*Arion rufus* et d'*Helix pomatia*, mais ont un diamètre plus considérable.

Fig. 35. — *Coupe transversale de quelques fibres d'Aplysia depilans.* Elles ont encore la même constitution, mais les fibrilles sont groupées par petits paquets à la périphérie de la fibre.

Fig. 36. — *Coupe transversale de quelques fibres d'Acanthochiton fascicularis.* Elles sont constituées comme celles de *Buccinum undatum* et de *Cassidaria thyrrena*, mais leur diamètre est plus faible.

FIG. 37 et 38. — *Coupe longitudinale et transversale de fragments de travées d'Haliotis tuberculata.* Les fibres sont constituées comme celle d'*Aplysia depilans,* mais elles ont un diamètre plus faible et leurs fibrilles striées sont du type composé.

FIG. 39. — *Fibres d'Hyalæa tridentata.* Coloration à l'hématoxyline ferrique méthyl-éosine vert lumière. Les fibrilles striées sont du type composé et ont été fixées en demi-contraction. A la périphérie de la fibre de droite on voit un sarcolemme S coloré en vert et formant des festons élégants insérés au niveau des disques minces (épaissis par l'adjonction de la plus grande partie de la substance chromatique des disques épais).

FIG. 40. — *Coupe transversale de quelques fibres du même Mollusque.* Ces fibres comprennent une colonne sarcoplasmique à granulations assez grosses (munies au centre d'un point sombre), entourée d'une seule assise de fibrilles régulièrement disposées.

FIG. 41. — *Épithélium péricardique d'Helix pomatia.*

PLANCHE XXII.

Structure du cœur des Céphalopodes.

Les figures de cette planche ont été exécutées dans les mêmes conditions que celles de la planche précédente. — Grossissement = 1 125 diamètres.

FIG. 1. — *Coupe longitudinale d'un petit faisceau de fibres appliqué immédiatement contre l'assise de cellules épithéliales péricardiques dans le cœur de Sepia officinalis. Coloration à l'hématoxyline ferrique.* On voit que les fibrilles sont très nettement striées comme chez les Vertébrés. *N*, noyau d'une fibre. *Ccj*, cellule conjonctive. *L*, leucocyte en migration. *Ep*, épithélium péricardique formé de cellules parfois distinctes, munies d'une assez épaisse cuticule ou plateau très finement strié et d'un protoplasma à très fines granulations ordonnées en files perpendiculaires à sa surface.

FIG. 2. — *Coupe transversale d'un fragment de faisceau musculaire du cœur de Sepia officinalis. Coloration à l'hématoxyline ferrique. F*, fibres ne comprenant qu'une seule assise de fibrilles disposées à la périphérie et contenant de gros noyaux *N* occupant presque toute la section du sarcoplasma. Elles sont séparées par une substance très finement granuleuse. *Ccj*, cellule conjonctive rameuse. *C*, capillaire.

FIG. 3. — *Coupe transversale d'un fragment de faisceau du cœur du même Mollusque faisant saillie dans sa cavité. Coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine.* On voit que ce faisceau est tapissé par une assise de cellules endothéliales *End* colorées en rose vif (représentées en gris) dont les noyaux sont assez développés.

FIG. 4. — *Coupe transversale d'un fragment de faisceau musculaire faisant saillie dans la cavité du cœur de Loligo vulgaris. Coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine.* Les fibres sont constituées comme celles de

Sepia officinalis et ne comprennent qu'une seule assise de fibrilles disposées à leur périphérie. L'endothélium est très mince et les noyaux de ses cellules constitutives, très espacés, ont peu d'affinité pour l'hématoxyline ferrique.

Fig. 5. — *Épithélium péricardique du cœur du même Mollusque formé de cellules à protoplasma à peine strié et intimement unies entre elles. Coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine.* Cet épithélium n'a qu'une cuticule à peine visible et repose directement, comme chez la Seiche, sur les faisceaux de fibres cardiaques dont il est cependant séparé, de distance en distance, par des cellules conjonctives rameuses à petits noyaux.

Fig. 6 et 7. — *Coupes longitudinale et transversale d'un faisceau de fibres cardiaques d'Octopus vulgaris. Coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine.* On voit que les fibres sont plus ou moins bien limitées et que leurs fibrilles, au lieu d'être disposées en une assise régulière autour du sarcoplasma, sont réparties irrégulièrement en petites colonnettes creuses.

Planche XXIII.

Cœurs branchiaux et appendices glandulaires des Céphalopodes (structure macroscopique).

Fig. 1 (Imitée de **Cuénot**). — A. *Coupe sagittale du cœur branchial et de son appendice fixés en extension chez Sepia officinalis* (grandeur naturelle). — *Ap*, appendices spongieux des veines afférentes. *V*, valvule. *Ab*, artère branchiale. *C*, cavité centrale tubiforme du cœur donnant naissance à de nombreux canaux secondaires ramifiés dans sa paroi qui a un aspect spongieux. *C*, canal traversant le pédicule et allant se ramifier dans la paroi de l'appendice glandulaire. *Ca*, cavité arboriforme de l'appendice en communication avec le péricarde par un orifice *O* situé au fond d'un sillon profond de sa surface.

B. *Appendice vu par son sommet et montrant les sillons de sa surface libre.*

Fig. 2. — *Coupe sagittale du cœur branchial droit de Loligo vulgaris (20 centimètres de long) fixé en extension et montrant l'aspect réticulé de sa surface interne* (grandeur naturelle). *Abrd* et *Apg*, comme dans les figures précédentes. — *Rd*, partie inférieure du rein droit.

Fig. 3. — *Coupe du cœur branchial et de son appendice glandulaire passant par le pédicule de ce dernier chez Sepia officinalis.* Le cœur branchial et les vaisseaux de l'appendice ont été injectés par le fixateur. Coloration à l'hématoxyline ferrique. Gr. = 25 diam.

Cs, canal sanguin issu de la cavité centrale du cœur branchial et pénétrant dans le pédicule pour se ramifier ensuite dans la paroi de l'appendice en vaisseaux *V* assez volumineux, tapissés par un endothélium et autour desquels sont des fibres striées circulaires et en capillaires *C* tapissés également par un endothélium. *Ccb*, capillaires du cœur branchial plus ou moins bien limités par des cellules volumineuses et en relation avec

sa cavité. *Ff*, petits faisceaux de fibres striées très rares dans cette région et entre lesquels sont de très nombreuses cellules spéciales séparées les unes des autres en général. *Ep*, épithélium péricardique tapissant la surface des deux organes et pénétrant par un orifice dans la cavité de l'appendice où il forme des villosités très nombreuses et très compliquées (les noyaux de ces dernières n'ont pas été représentés). *Tap*, tissu propre de l'appendice formé de cellules conjonctives, de petites fibres striées et enfin de cellules spéciales à gros noyau par rapport au volume du protoplasma.

Fig. 4. — *Coupe de la paroi du cœur branchial de Sepia officinalis dans une région où existent d'assez nombreux faisceaux de fibres striées Ff coupés transversalement, du tissu conjonctif lâche Tcj, des vaisseaux nourriciers propres V tapissés d'endothélium et entourés de tissu conjonctif, des capillaires propres C tapissés également d'endothélium.* Les vaisseaux reçoivent du sang artériel. *Cs*, cellules spéciales du cœur branchial isolées. Coloration à l'hématoxyline ferrique. Gr. = 150 diam.

Fig. 5. — *Coupe de l'appendice glandulaire fixé en rétraction libre passant par son pédicule et la fente de son sommet chez Loligo vulgaris.* Coloration à l'hématoxyline ferrique. Gr. = 60 diam. — *Cbr*, fragment de la paroi du cœur branchial. *Ep*, épithélium péricardique recouvrant le cœur branchial. Ep_1, épithélium recouvrant la surface libre de l'appendice. Ep_2, épithélium péricardique modifié qui tapisse les cavités peu ramifiées de l'appendice (limitées par un trait gris). Ces différents épithéliums sont en continuité et ont été représentés avec une épaisseur en rapport avec la hauteur des cellules qui les constituent. *Tp*, tissu propre de l'appendice dans lequel existent de petits faisceaux de fibres striées *Fs* et des vaisseaux sanguins *V* en continuité avec la cavité du cœur branchial (limités par un trait noir). *G*, dépression de l'épithélium péricardique au voisinage du pédicule *P* de l'appendice. *O*, orifice en forme de fente faisant communiquer les cavités rameuses de l'appendice avec l'extérieur.

Fig. 6. — *Coupe de l'appendice glandulaire du cœur branchial de l'Eledone moschata fixé par une injection de liquide fixateur poussé dans la cavité de ce dernier organe.* Coloration à l'hématoxyline ferrique. Gr. = 20 diam. Les lettres ont la même signification que dans la figure précédente (fig. 5). En haut et à gauche, en *Apg*, on a représenté la face de l'appendice glandulaire où existe un sillon en forme d'U et perpendiculairement aux branches duquel la section de cet organe a été pratiquée. On voit que les deux parties de ce sillon conduisent chacune par des fentes (O_1 et O_2) dans la cavité assez ramifiée de l'appendice.

Fig. 7. — *Coupe transversale médiane de l'appendice glandulaire d'Octopus vulgaris. — Coloration à l'hématoxyline ferrique.* Gr. = 20 diam. — *Pcb*, Paroi propre du cœur branchial où un coagulum d'hémolymphe forme une sorte de réseau dans les mailles duquel sont les cellules propres.

V, vaisseau de la paroi du cœur branchial plein d'un coagulum d'hémolymphe se ramifiant dans la paroi de l'appendice. *Pm*, couche musculaire striée périphérique du cœur branchial envoyant quelques fines

branches dans la paroi de l'appendice. *Epa*, épithélium de la cavité palléale recouvrant le cœur branchial.

Dp, diverticule de la cavité péricardique s'insérant autour de la base de l'appendice, sur le cœur branchial; il est tapissé par des cellules identiques à celles de la surface Ep_1. En Ep_2, il est tapissé par de hautes cellules épithéliales ciliées formant des villosités. *O*, orifice de la cavité de l'appendice; *Cp*, cavité principale; *Cs*, cavités secondaires plus ou moins ramifiées et s'ouvrant dans la cavité principale. Ep_1, épithélium péricardique recouvrant la surface du cœur branchial ou tapissant sa cavité principale.

Planche XXIV.

Cœurs branchiaux des Céphalopodes (sauf la fig. 14).

Toutes les figures de cette planche ont été dessinées à la chambre claire, au niveau de la table de travail, avec les grossissements suivants : fig. 1, 3, 4, 9, 10, 11 et 12 = obj. 1/18 im. hom., ocul. comp. 9; fig. 2, 5, 6, 7, 8 et 13 = obj. 1/18 im. hom., ocul. 2; fig. 14 = obj. 5, ocul. comp. 9. Elles ont été réduites de 1/4 pour la reproduction. — Grossissement définitif :

Fig. 1, 3, 4, 9, 10, 11 et 12 = 1 125 diam.
Fig. 2, 5, 6, 7, 8 et 13 = 860 diam.
Fig. 14 = 280 diam.

Fig. 1. — *Coupe de la paroi de la cavité centrale du cœur branchial de Sepia officinalis. Coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine (les teintes rouges sont représentées en gris plus ou moins foncé).*

E, endothélium très mince. *Ff*, faisceau de fibres striées. *N*, noyau d'une fibre. *Ccj*, cellules conjonctives. *Cs*, cellules spéciales isolées du cœur branchial renfermant un noyau volumineux, riche en granulations chromatiques et dont le protoplasma contient de petites vacuoles claires, des granulations colorées les unes en noir intense et les autres en rouge vif par l'éosine (représentées en gris).

Fig. 2. — *Coupe de la paroi interne du cœur branchial de Sepia officinalis dans une région où un canal secondaire, en relation avec la cavité centrale, donne naissance à un canal de troisième ordre. Même coloration que pour la figure précédente.* Tandis que la paroi du premier est tapissée par des cellules *Cc* soudées entre elles et munies d'une cuticule assez nette colorée en rouge vif, celle du second est tapissée par des cellules *C* sans cuticule, souvent disjointes et semblables aux cellules propres *Cs* du cœur branchial, isolées ou soudées entre elles par petits groupes. *F*, fragment d'une fibre striée.

Fig. 3. — *Coupe transversale d'un petit faisceau musculaire de la paroi du cœur branchial de Sepia officinalis. Coloration à l'hématoxyline ferrique.*

Ccj, cellule conjonctive émettant des prolongements à la périphérie du faisceau. *N*, noyau d'une fibre musculaire placé dans un sarcoplasma finement granuleux où sont réparties irrégulièrement de petites colonnettes musculaires creuses.

FIG. 4. — *Coupe longitudinale d'un faisceau de fibres striées faisant saillie dans la cavité du cœur branchial de Loligo vulgaris. Coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine.*

N, noyau d'une fibre striée. *E*, endocarde formé de cellules endothéliales volumineuses et allongées dans le sens de la longueur des fibres. *n* et *g*, noyau et granulations éosinophiles d'une de ces cellules.

FIG. 5. — *Coupe de la paroi du cœur branchial de Loligo vulgaris. Coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine. Ep*, épithélium péricardique formé de cellules soudées intimement entre elles et munies d'une très mince cuticule. *F*, fibres striées coupées transversalement et groupées en un faisceau à la périphérie duquel existent quelques cellules conjonctives *Ccj*. *E*, endothélium formé de cellules très volumineuses et tapissant tous les faisceaux de fibres faisant saillie dans la cavité du cœur branchial. Ces cellules ont un noyau *n* volumineux, pauvre en granulations chromatiques et un protoplasma rétractile renfermant de grosses granulations arrondies *g* fixant fortement l'éosine (représentées en gris).

FIG. 6. — *Cellules endothéliales devenues polyédriques par pression réciproque dans le cœur branchial du même Mollusque, fixé en rétraction. Coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine.*

FIG. 7. — *Cellules endothéliales du cœur branchial de Sepiola Rondeletti, fixé dans les mêmes conditions que pour la figure précédente.*

FIG. 8. — *Coupe d'un fragment de la paroi très épaisse et assez compacte du cœur branchial d'Eledone moschata fixé en extension modérée. Coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine.*

C, capillaire en continuité avec la cavité du cœur branchial et dont les parois sont formées de cellules endothéliales très aplaties *e*. *L*, lacunes entre les cellules propres de l'organe et peut-être en rapport avec des capillaires; on y voit fréquemment des amœbocytes *A* à noyaux bosselés. Les cellules propres du cœur branchial sont volumineuses et munies d'une membrane enveloppe bien nette, fixant fortement l'éosine. Leur protoplasma est très rétractile et renferme les éléments suivants :

N, noyaux pauvres en granulations chromatiques. *Pl*, plastes éosinophiles finement granuleux comparables aux leucites des cellules végétales. Ils élaborent dans leur sein des granulations pigmentaires Pl_1 et des granules fortement hématoxylinophiles Pl_2. *Gp*, granules sphériques libres, parfois volumineux d'un pigment dichroïque, paraissant jaune doré par transparence et violacé par réflexion. Gp_1, granules de pigment très volumineux contenant eux-mêmes de petits cristaux régulièrement placés. *Gh*, granules libres hématoxylinophiles.

FIG. 9 et 10. — *Petits faisceaux de fibres striées du cœur branchial d'Eledone moschata.* Le faisceau de gauche, fixé en relâchement, est formé de fibrilles striées du type composé, mais dont les éléments sont petits et renferme un noyau allongé. Le faisceau de droite a été fixé en contraction.

FIG. 11. — *Coupe transversale d'un fragment de faisceau de l'écorce contrac-*

tile du cœur branchial du même Mollusque. Il est constitué comme ceux de *Sepia officinalis* (fig. 3). *Tcj*, gaine de tissu conjonctif.

Fig. 12. — *Épithélium de la cavité palléale recouvrant la surface du cœur branchial chez le même Mollusque.* Il est muni d'une très mince cuticule.

Fig. 13. — *Coupe de la paroi du cœur branchial d'Octopus vulgaris fixé en rétraction libre.*

Un coagulum d'hémolymphe *H*, très fortement coloré par la laque ferrique et contenant des amœbocytes *A*, s'étend entre presque toutes les cellules propres de cet organe, ce qui témoigne de sa circulation lacunaire que pouvait déjà faire prévoir l'examen de la figure 8 provenant de l'organe correspondant chez un Mollusque voisin, l'*Eledone moschata*. Le contenu des cellules est bien moins compliqué que chez ce dernier Mollusque.

N, noyau. *Gp*, grosses granulations pigmentaires jaunes (par transparence) occupant une grande partie de la cellule. *Pl*, plastes éosinophiles petits et assez rares.

Fig. 14. — Coupe de villosités tapissant la cavité de l'appendice glandulaire de *Sepia officinalis* fixé par une injection de liquide fixateur poussée dans le cœur branchial et qui en a distendu les vaisseaux. *Ep*, épithélium d'origine péricardique formant les villosités. *C*, capillaires distendus situés dans les villosités et arrivant au contact de l'épithélium. *Tcj*, tissu conjonctif lâche des villosités. *V*, vaisseau dont l'endothélium est doublé de petites fibres striées.

Planche XXV.

Appendices glandulaires des cœurs branchiaux des Céphalopodes (fig. 1 à 11). — Oreillette de Sepia officinalis (fig. 12, 13 et 14).

Coloration à l'hématoxyline ferrique. — Toutes les figures de cette planche, sauf 6 et 12, ont été dessinées avec l'obj. 1/18 im. hom., ocul. 2 et ces deux dernières avec le même objectif et l'ocul. comp. 9. Elles ont été réduites de 1/3 pour la reproduction. — Gros. définitif : fig. 6 et 12 = 1 000 diam.; autres figures = 765 diam.

Fig. 1. — *Coupe de la paroi de l'appendice glandulaire du cœur branchial de Sepia officinalis passant par une villosité.*

Ep, épithélium péricardique à plateau strié. Les cellules sont parfois distinctes et séparées par d'étroites fentes; leur partie basilaire est finement striée, tandis que leur partie libre est granuleuse. A la limite du plateau strié, les granulations sont plus serrées et plus foncées. Ep_1, épithélium à plateau strié tapissant les villosités, formé de cellules indistinctes, identiques aux cellules péricardiques mais notablement plus hautes. Ep_2, épithélium d'un cul-de-sac. Ses cellules sont analogues, mais moins hautes et à plateau strié plus mince, leurs noyaux sont plus serrés les uns contre les autres. *C*, capillaires constitués par des cellules endothéliales plates. *V*, vaisseau entouré de petites fibres striées. *F*, fibre striée de la paroi de l'appendice glandulaire.

Tcj, tissu conjonctif lâche. *Ccj*, cellule conjonctive. *Acp*, amas de cellules propres de la paroi à noyaux relativement volumineux par rapport au protoplasma.

Fig. 2. — *Épithélium péricardique de la surface libre de l'appendice glandulaire du cœur branchial de Loligo vulgaris.* Il paraît très élevé, ainsi que celui de *Sepiola Rondeletti* (fig. 7), parce que l'appendice glandulaire a été fixé en rétraction libre.

Fig. 3. — *Épithélium et tissu propre de la cavité de l'appendice glandulaire du même Mollusque dans le voisinage de la fente qui la met en communication avec la cavité péricardique.*

Cp, cellules propres de la paroi de l'appendice, à noyau volumineux et à protoplasma très rétractile. *Fmt*, *Fml*, petits faisceaux de fibres striées coupés transversalement et longitudinalement. Ep_1, cellules épithéliales tapissant la cavité de l'appendice; elles sont devenues rapidement moins hautes et ont perdu leur plateau strié.

Fig. 4, Ep_2. — *Épithélium plus éloigné de l'orifice de l'appendice glandulaire.* Ses cellules ont un protoplasma très rétractile et se rapprochent des cellules propres de la paroi.

Fig. 5. — *Un des culs-de-sac terminaux de la cavité de l'appendice.* Il est tapissé par des cellules épithéliales Ep_3 à noyaux volumineux et à protoplasma très rétractile ayant formé des vacuoles. *Fml*, petit faisceau de fibres striées coupé longitudinalement.

Fig. 6. — *Coupe transversale d'un fragment de la paroi d'un vaisseau de fort diamètre de l'appendice glandulaire de Loligo vulgaris.*

E, endothélium à noyaux volumineux et espacés. *Fmc*, *Fml*, faisceaux circulaire et longitudinal de fibres striées. *N*, noyaux de fibres.

Fig. 7. — *Épithélium péricardique de l'appendice glandulaire de Sepiola Rondeletti.* Il est analogue à celui de *Loligo vulgaris*.

Fig. 8. — *Coupe de la paroi de l'appendice glandulaire d'Eledone moschata passant par une villosité.*

Ep, épithélium péricardique à cuticule très mince. — Ep_1, épithélium tapissant la cavité interne. Ses cellules, à peine distinctes et formant parfois de légères saillies arrondies renferment, principalement dans le voisinage de leur partie libre, de petites granulations pigmentaires *g*, analogues à celles qui existent dans les cellules propres de la paroi du cœur branchial. *C*, capillaire. *Tp*, tissu propre de la paroi formé de cellules à protoplasma rétractile, analogues à celles que l'on trouve chez *Loligo vulgaris* et contenant parfois aussi des granules de pigment. De petits faisceaux de fibres striées se rencontrent aussi dans les parois de cet organe.

Fig. 9. — *Épithélium recouvrant la surface ou tapissant la cavité principale de l'appendice glandulaire d'Octopus vulgaris.* Il repose sur le tissu propre de l'organe, peu abondant, formé de cellules arrondies entre lesquelles sont de petites fibres striées et de nombreux capillaires.

Fig. 10. — *Épithélium tapissant les cavités secondaires du même organe.* Le

protoplasma des cellules qui le constituent est moins abondant et rétractile.

FIG. 11. — *Épithélium tapissant l'un des vaisseaux principaux, issus des canaux secondaires du cœur branchial et qui se ramifient dans la paroi de l'appendice.*

FIG. 12. — *Coupe transversale de la partie interne de la paroi de l'oreillette de Sepia officinalis.*

E, endothélium très mince, souvent peu apparent, dont les noyaux des cellules constitutives sont très espacés et ont peu d'affinité pour l'hématoxyline. *Ff*, petit faisceau de fibres musculaires à la périphérie et entre lesquels sont des ramifications du tissu conjonctif. *N*, noyau d'une fibre. *Ccj*, cellule conjonctive rameuse à noyau volumineux. Ces cellules sont accompagnées de fibres conjonctives entre-croisées. *C*, capillaire sanguin renfermant un coagulum d'hémolymphe. *V*, gros vaisseau nourricier oblitéré en partie par un coagulum d'hémolymphe renfermant un amœbocyte.

FIG. 13. — *Coupe transversale de la partie périphérique de la paroi de l'oreillette de Sepia officinalis.*

Ep, épithélium péricardique ordinaire revêtant extérieurement la plus grande partie de la paroi de l'oreillette et formant souvent des papilles peu saillantes. Ses cellules constitutives ont une cuticule mince très finement striée, un protoplasma plus ou moins nettement strié perpendiculairement à leur surface basale et un gros noyau pauvre en granulations chromatiques. *F*, fibres striées de très faible diamètre coupées tranversalement. *C*, capillaire renfermant un coagulum d'hémolymphe. *Tcj*, tissu conjonctif très lâche. Ep_1, partie libre de l'épithélium à cuticule striée, voisin de la région ciliée représentée dans la figure suivante.

FIG. 14. — *Coupe analogue passant par une région revêtue par une assise de cellules péricardiques modifiées et transformées en hautes cellules épithéliales ciliées comprenant entre elles, de distance en distance, des cellules sécrétrices caliciformes. Cette assise de cellules dont les limites ne sont pas en général distinctes forme souvent, comme précédemment, des papilles plus ou moins développées.*

Epc, cellules épithéliales ciliées. La partie profonde du protoplasma est plus ou moins grossièrement granuleuse, tandis que la partie périphérique est très finement striée (racines des cils). Dans les cils on distingue *corpuscule basal*, *pièce intermédiaire* et *bulbe* très fortement colorés par la laque ferrique et le *cil* proprement dit, très long et faiblement coloré par le même réactif. Les cils proprement dits sont agglutinés par une substance intermédiaire. *Csc*, cellules sécrétrices caliciformes renfermant un coagulum ou inclusion *In* très volumineux. *Tjc*, tissu conjonctif lâche.

Planche XXVI.

Toutes les figures de cette planche ont été dessinées à la chambre claire, au niveau de la table de travail, avec l'obj. 1/18 im. hom., ocul. comp. 9 et ont été reproduites en vraie grandeur. Gr. = 1500 diam.

Fig. 1, 2 et 3. — *Cellules propres du cœur branchial d'Eledone moschata. Coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine.* — Fig. 1, cellule à protoplasma vacuolaire renfermant un noyau *N* pauvre en granulations chromatiques, des plastes éosinophiles finement granuleux *Pl*, des granulations figurées hématoxylinophiles *Gh* et enfin un plaste très volumineux *Plc*, dans lequel sont inclus une grosse granulation pigmentaire paraissant jaune par transparence et trois petits granules hématoxylinophiles figurés. — Fig. 2, cellule analogue dans le protoplasma de laquelle existent des plastes libres, des plastes contenant des granules hématoxylinophiles et de pigment et aussi des granules hématoxylinophiles libres. — Fig. 3, cellule plus jeune ne renfermant qu'un protoplasma vacuolaire dans lequel sont inclus seulement des plastes libres éosinophiles.

Fig. 4, 5, 6 et 7. — *Cellules propres du cœur branchial de Sepia officinalis. Coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine.* — Fig. 4, cellule avec noyau riche en granulations chromatiques *N*, et dont le protoplasma renferme des granules ésinophiles *ge* et des granules très fortement hématoxylinophiles *gh* (noir uniforme). — Fig. 5 et 6, cellules analogues renfermant en plus chacune un corps arrondi, à contour mal limité et coloré en noir d'une façon diffuse *Nb* = *Nebenkerne*. — Fig. 7, cellule plus jeune ne renfermant qu'un gros noyau et un protoplasma finement granuleux peu abondant.

Fig. 8. — *Deux cellules endothéliales du cœur branchial de Loligo vulgaris.* Elles renferment un noyau très pauvre en granulations chromatiques, un protoplasma très rétractile et enfin quelques granules hématoxylinophiles.

Fig. 9. — *Cellule analogue très volumineuse du cœur branchial de Sepiola Rondeletti.*

Fig. 10. — *Coupe transversale d'un fragment de travée du ventricule de Pecten maximus. Triple coloration à l'hématoxyline ferrique méthyl-éosine, vert lumière.* Les fibres, constituées par un sarcoplasma granuleux dans lequel sont réparties irrégulièrement de petites colonnettes musculaires *Cm* colorées en brun rosé, sont entourées par une membrane délicate *S* colorée en vert foncé (manchon pellucide). *N*, noyaux de fibres colorés en noir et vert. *n*, noyau d'une cellule endothéliale situé à la surface de la travée (il est aplati et presque uniquement coloré en vert foncé).

Fig. 11. — *Petit fragment d'une coupe longitudinale d'une travée chez le même Mollusque.* La striation des colonnettes musculaires n'est pas visible.

Fig. 12 et 13. — *Coupes transversale et longitudinale de fibres musculaires*

cardiaques de Pholas dactylus. Le sarcolemme (?), coloré en vert foncé, est nettement visible.

Fig. 14. — *Bord d'une fibre cardiaque de Sepia officinalis*. Le sarcolemme se présente sous forme d'arceaux colorés en vert et s'insérant au niveau des disques minces.

Fig. 15. — *Figure schématique destinée à montrer comment une fibre munie de fibrilles striées hétérogènes parallèles à son axe, peut simuler une fibre munie de fibrilles homogènes enroulées en hélice à sa surface (fibre doublement striée obliquement)*. On voit que les soi-disant fibrilles homogènes sont constituées en réalité par les séries de disques sombres des fibrilles voisines disposées en étroites bandes hélicoïdales. Les disques sombres des fibrilles situées sur la face postérieure de la fibre ont été représentés en teinte plus pâle.

TABLE DES MATIÈRES

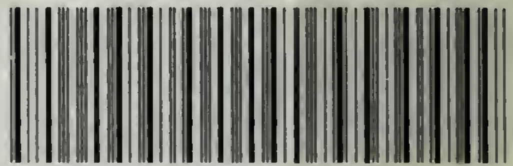
LE CŒUR DES MOLLUSQUES

Le gérant : P. Bouchez.

TABLE DES AUTEURS

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

TABLE DES MATIÈRES DU TOME VII


UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
3 0112 001378626